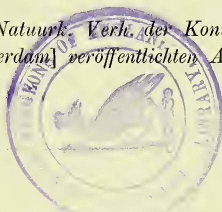
ZUR

# ONTOGENIE DER KNOCHENFISCHE.

VON

C. K. HOFFMANN.

(*Fortsetzung der* 1881 [*Natuurk. Verh. der Koninkl. Akademie van Wetens. te Amsterdam*] *veröffentlichten Abhandlung.*)



Veröffentlicht durch die Königliche Akademie von Wissenschaften zu Amsterdam.

MIT VIER TAFELN.

AMSTERDAM,
JOHANNES MÜLLER.
1882.

# ZUR
# ONTOGENIE DER KNOCHENFISCHE.

VON

C. K. HOFFMANN.

(*Fortsetzung der* 1881 (*Natuurk. Verh. der Koninkl. Akademie der Wetens. te Amsterdam*) *veröffentlichten Abhandlung.*)

(Fortsetz. von VII. Die Leistungen der Keimblätter).

Die jetzt folgenden Untersuchungen sind fast alle Entwickelungsstadien der Bachforelle entnommen, namentlich gilt dies von allen Querschnittserien.

Für das Studium der Entwickelungsgeschichte der Knochenfische sind in sehr vielen Beziehungen am meisten die Eier der Bachforelle und des Salmens zu empfehlen, denn erstens haben wir es hier mit sehr grossen Eiern zu thun, so dass sich Schnittserien von Embryonen bequemer anfertigen lassen, und zweitens, und das ist nicht der geringste Vortheil, schreitet die Entwickelung hier sehr langsam fort. Doch sind Untersuchungen über die Entwickelungsvorgänge bei den Knochenfischen, verglichen mit denen bei den Knorpelfischen mit grossen Schwierigkeiten verknüpft wegen der ausserordentlichen Kleinheit der zelligen Elemente und wegen der geringen Unterschiede, welche zwischen den Zellen der verschiedenen Keimblätter bestehen, so dass man immer mit sehr starken Vergrösserungen arbeiten muss.

Wir haben aber bei den Knochenfischen mit noch einem Nachtheil zu kämpfen und zwar mit dem, dass es äusserst schwierig ist, Ei und Embryo so

zu härten, dass beide einen möglichst gleichen Härtungsgrad besitzen; gewöhnlich ist die Härtung des grossen Parablast viel stärker als die des Embryo, und das eben macht es so schwierig feine Querschnitte zu bekommen. Dazu kommt noch, dass der Embryo in den früheren Entwickelungsstadien in einem Halbkreis um den Parablast herumliegt, so dass es fast nicht möglich ist von einem und demselben Embryo eine vollständige Schnittserie zu machen und dies gilt in einem noch viel höheren Grade von verticalen Schnittserien.

Obgleich ich mir einige Tausende frisch befruchteter Salm- und Forelleneier hatte kommen lassen, ergab es sich doch aufs neue, wie ungemein schwierig die Versendung frisch befruchteter Knochenfischeier ist.

Die Salmeier waren alle todt als sie ankamen, von den Forelleneiern war noch eine kleine Zahl am Leben, diese aber gingen alle während der ersten vierzehn Tage zu Grunde, so dass meine Untersuchungen über verschiedene Punkte während der früheren Entwickelungsphasen sehr lückenhaft geblieben sind; ich hoffe indess diese Lücken bei günstiger Gelegenheit später auszufüllen.

---

Die jetzigen Untersuchungen handeln zu allererst von den Leistungen der Keimblätter. In der vorigen Mittheilung habe ich schon nachgewiesen, dass die C h o r d a in ihrem vorderen Theil ein Product des Entoderms ist und dass ihre Entwickelung in der Richtung von hinten nach vorne zu fortschreitet. Erneuerte Untersuchungen haben das in dieser Hinsicht schon früher mitgetheilte vollkommen bestätigt. Aehnliches wurde zum Theil auch schon von OELLACHER * beobachtet, wie aus folgendem Satze hervorgeht: „Später schiebt sich die Chorda vor und erreicht auch die Region, welche als die der künftigen Kiemenhöhle bezeichnet werden muss.” Gleichzeitig aber mit diesem Wachsthum der Chorda nach vorne zu findet auch ein solches nach hinten statt. Ist es schon ziemlich schwierig die Entwickelung der Chorda in ihrem vorderen Theil zu studiren, so gilt dies noch mehr für den hinteren Theil, denn während im vorderen Theil des Embryo die Keimblätter sich unschwer nachweisen lassen, verwachsen dieselben dagegen am hinteren Theil vollständig mit einander und legen sich alle Organe und Gewebe hier unmittelbar an, ohne dass es vor-

* J. OELLACHER, Zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei; in: *Zeitschrift für wiss. Zoologie.* Bd. XXIII. 1873.

her zu einer Bildung von Keimblättern kommt, wie ich dies ebenfalls für den hinteren Theil des Embryo des Huhnes angegeben habe *.

Von grosser Bedeutung wird es jetzt sein, die Stelle genau zu bestimmen, von welcher aus die Entwickelung der Chorda aus dem Entoderm nach vorne zu fortschreitet. Bei den Knorpelfischen ist es der Blastoporus, der spätere Canalis neurentericus, welcher diesen Ort bezeichnet, wie ich dies schon früher mitgetheilt habe †. Dasselbe gilt nach KOWALEVSKY § und KUPFFER ** für die *Tunicaten* und auch bei *Amphioxus* schreitet die Chorda-Entwickelung von hinten nach vorne zu fort, wie auch aus den trefflichen Untersuchungen von HATSCHEK †† hervorgeht. Er sagt von derselben: „Man sieht dass sich dorsal vom Darme in der Gegend der Ursegmente ein Strang abgrenzt, der anfangs nicht bis in das Vorderende des Körpers, sondern nur bis an das Vorderende des ersten Ursegmentes reicht und erst allmählich nach vorn hin auswächst."

Wie in dieser Hinsicht die Amphibien, die Reptilien und die Ganoiden sich verhalten, wissen wir bis jetzt noch nicht. Ergiebt es sich, dass hier dasselbe stattfindet, wie wir wohl erwarten dürfen, so geht daraus gleichzeitig hervor, dass bei den Knochenfischen diejenige Stelle, an welcher die Chorda aus dem Entoderm sich anzulegen anfängt, auch gleichzeitig der entspricht, wo der Canalis neurentericus zu suchen sein wird, falls er vorhanden ist; und falls er bei den Knochenfischen fehlt, dass dann doch diese Stelle der gleichnamigen bei Amphioxus, den Selachii, etc. entsprechen dürfte.

Denn es fragt sich wirklich sehr, ob es möglich ist, dass bei den Knochenfischen ein Canalis neurentericus vorkommt, besonders wenn man bedenkt, dass, wie wir gleich sehen werden und dies auch schon längst bekannt ist, bei dieser Abtheilung der Wirbelthiere das Nervensystem sich solide anlegt, das Entoderm anfangs dem Parablast unmittelbar aufliegt, und der Darm sich hier erst ziemlich spät zu bilden anfängt. Der einzige, welcher bisjetzt über den Canalis neurentericus bei den Knochenfischen etwas mitgetheilt hat, ist KOWALEVSKY §§. Diese

---

* C. K. HOFFMANN, Zur Entwickelungsgeschichte der Chorda dorsalis; in: *Festschrift zu* HENLE'S 50 *jährigem Doctorjubilaeum.*

† C. K. HOFFMANN, Contribution à l'histoire du développement des Plagiostomes; in: *Archives Néerland.* T. XV, p. 97. 1881.

§ KOWALEVSKY, Weitere Studien über die Entwickelung der einfachen Ascidien; in: *Archiv für mikr. Anatomie.* B. VII, p. 101. 1871.

** C. KUPFFER, Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren, in: *Archiv für mikrosk. Anatomie.* Bd, VI. p. 115. 1870.

†† B. HATSCHEK, Studien über Entwickelung des *Amphioxus.* 1881.

§§ KOWALEVSKY, l. c.

Mittheilung ist aber sehr knapp, denn er sagt nur „Das Lumen des sich sehr spät schliessenden Darmcanals geht in das Lumen des Nervenrohrs über." Bis jetzt habe ich bei den Knochenfischen noch keinen Canalis neurentericus finden können, doch sind meine Untersuchungen in dieser Beziehung noch zu lückenhaft, um ein bestimmtes Urtheil darüber abgeben zu dürfen.

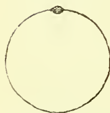
---

Bevor ich zur Beschreibung der weiteren Leistungen der Keimblätter übergehe, muss ich erst noch eine meiner früheren Angaben in einer Beziehung corrigiren; es betrifft dies nämlich die Angabe, dass der Forellen-Embryo nach beendeter Umwachsung 180⁰ umschliesst. Während ich für die anderen untersuchten Knochenfischembryonen dieses Maass aufrecht erhalten muss, ist es für den Forellenembryo zu gross. Dass der Embryo der Forelle nach beendigter Umwachsung nicht 180⁰ umschliesst, sondern nur 145⁰—150⁰, geht, wie ich glaube, aus folgenden zwei Gründen hervor. Zuerst kommt kurz vor dem Schluss mehrmals eine Abweichung vom Parallelismus vor. Ich habe zahlreiche Embryonen darauf untersucht und gefunden, dass bei einigen am Schliessungsakte der Rand keinen Kreis, sondern eine langausgedehnte Ellipse bildet (vergl. Holzschnitt Fig. 1), bei anderen dagegen, und zwar bei der Mehrzahl bleibt der Rand, auch am Ende der Schliessung, immer noch kreisförmig (vergl. Holzschnitt Fig. 2).

Fig. 1.



Fig. 2.



Der zweite hier anzuführende Grund, der mir von grösserer Bedeutung scheint, indem er constant vorhanden, ist folgender: Wie wir schon früher gesehen haben, befindet sich bei allen Knochenfischen bei der Ausbreitung des Archiblast, unterhalb des Mittelfeldes, eine Furchungshöhle und flacht sich beim Embryo der Forelle der Archiblast bei ihrer beginnenden Ausbreitung nicht gleichmässig ab, sondern ist auf der einen Seite von vorneherein dicker, und mit dieser Verdickung ist gleichzeitig die Embryonalanlage gegeben. Diese bildet das spätere Kopfende, welches hier natürlich nicht im Keimpol, sondern um einige Grade unterhalb desselben steht. Bei der weiteren Bildung des Embryo geht die Umwachsung in allseitig gleichmässiger Weise fort, und wird der Rand sich selbst parallel vorgeschoben. Am Schlusse der Umwachsung kann der Embryo der Forelle also nicht volle 180⁰ erreichen, denn sein Kopfende steht nicht im, sondern einige Grade unterhalb des Keimpoles, und ausserdem kann zuweilen am Ende des Schliessungsaktes am Schliessungsrande eine kleine Abweichung vom Parallelismus

stattfinden. Bei den übrigen Knochenfischen, die ich Gelegenheit hatte zu untersuchen, flacht sich dagegen der Archiblast anfangs gleichmässig ab und tritt erst nachher, — wenn auch bei den verschiedenen Knochenfischen in verschiedenen Stadien der Umwachsung — die Embryonalanlage auf. Erst findet also Bewegung der Zellenmasse vom Keimpol aus allseitig in der Richtung der Meridiane statt, in der zweiten Phase folgt dann Bewegung der Zellen im Randwulste von einer Hälfte desselben zur anderen hin in aequatorialer (dem Aequator paralleler) Richtung. Der Hauptmoment, durch welchen beim Forellenembryo das Kopfende der Embryonalanlage resp. des Embryo nicht *im* Keimpol stehen kann, fällt hier also fort, und dies erklärt meiner Meinung nach auch den Grund, weshalb bei der Forelle am Schlusse der Umwachsung der Embryo nicht vollständig 180$^0$, sondern nur 145$^0$—150$^0$, bei den übrigen erwähnten Knochenfischen dagegen wohl 180$^0$ misst.

---

Die zweite Leistung des unteren Keimblattes ist die Bildung des Darmes. Für den Augenblick werde ich mich nur auf die allgemeine Bildung des Darmrohrs beschränken, die mehr detaillirten Vorgänge gedenke ich später zu beschreiben. Das Entoderm besteht, wie wir wissen, aus einer einzigen Schicht spindelförmiger Zellen, die anfangs und auch noch in späteren Entwickelungsstadien lateralwärts nicht so weit als das Mesoderm reicht, so dass jederseits das Mesoderm für eine kleine Strecke nicht dem Entoderm, sondern unmittelbar dem Parablast aufliegt (Taf. III, Fig. 1). Es ist vielleicht am bequemsten bei der Bildung des Darmes drei Partien zu unterscheiden, nämlich den Kopfdarm, den Rumpfdarm und den Schwanzdarm, die aber, wie leicht begreiflich ist, unmerkbar in einander übergehen. So ausgezeichnet auch die spätere Unterscheidung des Darmtractus in Vorder-, Mittel- und Enddarm ist, so lässt sich diese doch beim jungen Embryo nicht anwenden. Der Kopfdarm stellt einen platten, breiten Sack dar, welcher sehr bald an mehreren Stellen nach aussen durchbricht, wodurch die Kiemenspalten gebildet werden. Ich komme darauf später noch ausführlicher zurück und will hier blos hervorheben, dass, wenn der Kopfdarm bei der Kiemenspaltenbildung nach aussen durchbricht, dieser Durchbruch einzig der Grundschicht gilt, während sich die Deckschicht noch continuirlich über die Kiemenspalten hin fortsetzt.

Die Bildung des Darmrohrs fängt im vorderen Theil des Embryo an und schreitet so allmählich nach hinten zu fort. Die ersten Veränderungen, welche man an dem Entoderm beobachtet, und welche auf die alsbald eintretende Bildung des Darmrohrs hinweisen, bestehen hierin, dass die das untere Keimblatt

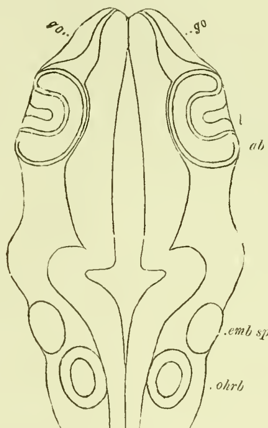
aufbauenden Zellen auf eine bedeutende Strecke jederseits der longitudinalen Axe, anstatt ihre frühere spindelförmige Gestalt beizubehalten, cylinderförmig werden, wie ich dies schon früher angegeben und auch abgebildet habe (vergl. Taf. VII, Fig. 7). Dabei scheinen die Zellen aber immer in einer einzigen Schicht angeordnet zu bleiben. Verfolgt man an guten Querschnitten diese bilateral auftretende Umbildung der spindelförmigen Entodermzellen in cylindrische nach hinten, dann ergiebt sich, dass dieselbe sich viel weiter nach hinten fortsetzt als der Kopfdarm reicht (Taf. II, Fig. 5); in spätern Entwickelungsstadien kehren die so in Cylinderform umgebildeten Entodermzellen dann wieder zu ihrer früheren Gestalt zurück. Diese Erscheinung deutet wahrscheinlich wohl darauf hin, dass ursprünglich der Kopfdarm viel weiter nach hinten reichte, als jetzt der Fall ist, und dadurch konnte auch gleichzeitig die Zahl der Kiemenspalten eine viel grössere sein, als jetzt möglich ist. Ontogenetisch kehrt also die Neigung einen früheren Zustand zu wiederholen — hier also den Besitz eines sehr weit nach hinten reichenden Kopfdarms — nur noch in der Umbildung der spindelförmigen Entodermzellen jederseits der Axe in cylindrische zurück, um sich aber bald wieder zu verlieren.

Nachdem also die Zellen des Entoderms im vorderen Theil des Embryo die erwähnte Form angenommen haben, fangen sie bald darauf an jederseits eine Falte zu bilden (Taf. I, Fig. 1 u. 2). Die einander zugekehrten Ränder dieser Falten wachsen einander entgegen, dabei büssen die Zellen, je mehr sie der Medianlinie sich nähern, um so mehr ihre angenommene cylindrische Gestalt ein, um endlich wieder vollständig spindelförmig zu werden. Schliesslich erreichen die Ränder der Falten einander in der Medianlinie (Taf. I, Fig. 4), verwachsen mit einander und schnüren so den Kopfdarm ab. Die immer nur aus einer Zellschicht bestehenden Wände des Kopfdarms liegen einander fast unmittelbar an, so dass ein Darmlumen anfangs nicht existirt.

Der schon breite Kopfdarm wird nun durch fortwährendes Wachsthum immer breiter, es bilden sich mehrere seitliche Ausbuchtungen, derer Wände schliesslich unmittelbar der Grundschicht anliegen, mit dieser sich verbinden, dann nach aussen durchbrechen und so die schon erwähnten Kiemenspalten bilden, über welche hin sich die Deckschicht fortsetzt (Taf. I, Fig. 7, Taf. II, Fig. 1). Die Kiemenspaltbildung schreitet von vorne nach hinten fort; über die Zahl der Kiemenspalten werde ich später berichten. Ganz eigenthümlich verhält sich der Kopfdarm in der Gegend der Ohrblase. Die Faltenbildung, durch welche er sich anlegt, erscheint hier zuerst. Während aber an dem übrigen Theil des Kopfdarms das durch Abfaltung entstandene Stück, seine ventrale Lage beibehält, bemerkt man dagegen, dass hier der Kopfdarm jederseits eine

Ausstülpung nach oben schickt und zwar so, dass dieselbe der Ohrblase fast unmittelbar anliegt (Taf. I, Fig. 3). Diese Ausstülpungen rücken in einem späteren Entwicklungsstadium, wenn hinter ihnen die Kiemenspaltbildung bereits angefangen hat, vor die Ohrblase, immer mehr nach der Rückenfläche steigend. Hier wächst ihnen jederseits eine Einstülpung der Grundschicht entgegen (Taf. I, Fig. 8), mit welcher sie endlich sich verlöthen, um dann nach aussen durchzubrechen. (Taf. I, Fig. 6 und 7 und Holzschnitt Fig. 3). Diese an der Rückenfläche liegende Durchbruchstelle des Kopfdarmes, über welche hin sich die Deckschicht ebenfalls fortsetzt, ist wohl ohne Zweifel ein embryonales Spritzloch. Dass man es hier wirklich mit einem Spritzloch zu thun hat, geht, wie mir scheint, wohl am bestimmtesten aus seiner Lage in Beziehung zu den Nerven hervor, denn es ergiebt sich, dass dasselbe zwischen den Anlagen des Nervus trigeminus und facialis und zwar unmittelbar vor dem letztgenannten Nerven liegt. Das embryonale Spritzloch hat aber nur eine sehr vorübergehende Existenz, denn sehr bald verschwindet es wieder, was mit der Vergrösserung der Ohrblase nach vorn zusammenfällt.

Fig. 3.




Embryo der Bachforelle. Verg. $\frac{55}{1}$.

*g.o.* Geruchsorgan.
*a.b.* Augenblase.
*l.* Linseneinstülpung.
*ohrb.* Ohrbläschen.
*emb. sp.* Embryonales Spritzloch.

Der Kopfdarm setzt sich nach hinten zu allmählich in den Rumpfdarm fort. Derselbe bildet sich auf ganz ähnliche Weise wie der Kopfdarm, nur mit dem Unterschiede, dass die beiden Falten, durch welche sich der Rumpfdarm anlegt, der Mittellinie jederseits viel näher liegen, als bei dem Kopfdarm der Fall ist; dadurch ist denn auch der Rumpfdarm viel weniger breit als der Kopfdarm. Was vom letztgenannten gesagt ist, gilt auch vom Rumpfdarm, dass nämlich anfangs ein Lumen nicht vorhanden ist, indem die Wände einander unmittelbar anliegen (vergl. Taf. II, Fig. 2).

Verfolgt man nun die Bildung des Rumpfdarms allmählich nach hinten, so ergiebt sich, dass die Falten, welche die Bildung des Darmrohrs einleiten, fortwährend einander näher rücken, und dadurch wird auch der Darm immer schmaler. Gleichzeitig bemerkt man dann, dass die spindelförmigen Entoderm-

zellen anfangs ihre eigene Gestalt beibehalten und erst später, wenn sich der Darm schon längst abgefaltet hat, gleichzeitig mit der Bildung eines Darmlumens auch ihre Umbildung in cylinderförmige Zellen anfängt. Der Schwanzdarm verhält sich vollständig sowie der hintere Theil des Rumpfdarms, und der einzige Unterschied mit dem Rumpfdarm ist wohl der, dass ein Darmlumen hier zuerst auftritt. Ich muss hier aber hinzufügen, dass diese Bildung des Schwanzdarmes nur so lange dauert, als der Schwanz noch nicht abgefaltet ist; ist einmal dies Stadium erreicht, dann tritt auch ein anderer Entwickelungsmodus für der Schwanzdarm ein, wie ich dies am Ende dieses Capitels, gleichzeitig mit dem Wachsthum den anderer Organe am hinteren Körperende ausführlicher angeben werde.

Sehr frühzeitig legt sich auch schon die Leber an. Die erste Bildung derselben zeigt Taf. II, Fig. 3. Man sieht hier nämlich, wie der Rumpfdarm in seinem vorderen Theil (die spätere vordere Partie des Mitteldarms) nach rechts einen blinddarmförmigen Fortsatz abschickt, der in den Parablast vordringend, das Entoderm desselben an dieser Stelle natürlich vor sich austreiben muss. Dabei bemerkt man dann, wie die Entodermzellen des Parablast hier wieder ihre spindelförmige Gestalt einbüssen und zu hohen Cylinderzellen umgebildet werden. Mit der Bildung dieses blinddarmförmigen Fortsatzes rückt dann der Körperdarm selbst etwas aus seiner ursprünglichen Lage, denn anfänglich gerade unter der Chorda gelegen, trifft man ihn in diesem Stadium rechts neben der Chorda an. Diese anfänglich nur schwach entwickelte blinddarmförmige Ausstülpung wächst nun auf der rechten Seite, und nur auf dieser zu einem breiten platten Sack an, dem ebenso wie dem Darme selbst ein Lumen fast vollständig fehlt (vergl. Taf. II, Fig. 4), und der erst später, wenn die Bildung der sogenannten Lebercylinder eintritt, sich abzuschnüren anfängt. Wie das Darmrohr, so besteht auch die Leberausstülpung nur aus einer einzigen Schicht cylindrischer Zellen.

Die dritte Leistung des unteren Keimblattes ist die Bildung des Endothelium des Herzens; diesen Vorgang werde ich am Ende dieses Capitels gemeinschaftlich mit der Anlage des Herzens selbst beschreiben.

---

Die früheren Autoren, wie VON BAER, VOGT, LEREBOULLET, KUPFFER u. A. haben die Bildung des Darmrohrs nicht an Querschnitten studirt, es ist also leicht begreiflich, dass sie in diesen Process keine klare Einsicht gewonnen haben.

Der erste, welcher die Anlage des Darmes mittelst dieser Methode genauer

untersucht hat, ist. OELLACHER *. Ich kann mich aber mit den Resultaten seiner Untersuchungen nicht vereinigen. Das Darmdrüsenblatt ist nach OELLACHER zwei bis dreischichtig. Diese Mehrschichtigkeit des unteren Keimblattes, sagt er, ist eine der vielen Ausnahmen vom allgemeinen Entwickelungstypus der Wirbelthiere, welche die Entwickelungsgeschichte der Knochenfische, d. h. wenigstens der Forelle auszeichnen. An guten Querschnitten überzeugt man sich aber, dass das Entoderm auch bei den Knochenfischen immer nur einschichtig ist.

Das Darmdrüsenblatt soll sich weiter nach OELLACHER zuerst als solide Wucherung in das mittlere Keimblatt einsenken, um dieses endlich zu durchbrechen und bis an die Epidermis vorzudringen. Diese Wucherung wird nach ihm später hohl und stellt die Kiemenhöhle dar. In der Schwanzgegend ist das Entoderm, wie er sagt, im Ganzen nur einschichtig, nur in der Mitte ist es zweischichtig und umschliessen seine beiden Schichten wie eine schmale halbmondförmige Spalte. Diese Spalte welche durch eine Umstülpung des mittleren Theiles des hinteren Ende des Darmdrüsenblattes nach unten und vorn und durch ein geringes Auseinanderweichen beider Lamellen bedingt scheint, stellt nichts anders als den Enddarm dar.

Ueber die Bildung des Kopfdarmes und der Kiemenspalten giebt OELLACHER folgendes an. Die erste Anlage der Kiemenhöhle zeigt sich nach ihm als eine nach oben sich bildende Vorragung des Darmdrüsenblattes, die aber im Anfange, wie die Ohren- und Augenblase, ein solides Gebilde ist, das eine Höhle erst sehr lange Zeit nach dem Auftreten der Kiemenspalten bekommt. Diese nach oben sich bildende Vorragung ist nun die erste Anlage des embryonalen Spritzloches, ihre Bedeutung hat aber OELLACHER nicht gekannt. Er sagt weiter, dass die Kiemenhöhle durch eine solide faltenartige Ausstülpung des Darmdrüsenblattes repraesentirt wird und dass die erste Kiemenspalte in der vorderen Ohrgegend entsteht. Ueber die Bildung der Kiemenspalten sagt er folgendes: „Durch das Auseinanderklaffen der oberen Enden der beiden Zellreihen des Kiemenhöhlenfortsatzes des Darmdrüsenblattes unter dem Hornblatte ist die erste Anlage einer Kiemenspalte eingeleitet, dieselbe ist somit noch eine sehr enge seichte Spalte, welche von einer Einsenkung der Epidermis bekleidet wird und also durchaus nicht das den Embryo umgebende Medium in directen Contact mit dem Darmdrüsenblatte treten lässt. Eine Kiemenhöhle existirt überhaupt noch nicht, vielmehr bleiben die spätern Wände derselben noch lange in gegenseitiger Berührung und weichen nur nach und nach immer weiter aus einander,

* OELLACHER, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei; in: *Zeitschrift für wiss. Zoologie*. Bd. XXIII. 1873.

indem die Spalte von aussen nach innen weiter vordringt. Hierbei wächst die Epidermis immer weiter in die Spalte hinein, so dass also in derselben Hornblatt und Darmdrüsenblatt mit ihren Flächen in ausgedehnte Berührung kommen." Wir haben aber gesehen, dass die Kiemenspaltbildung auf einer ganz anderen Art vor sich geht und dass die Deckschicht sich an derselben gar nicht betheiligt, sondern einfach über die Kiemenspalten sich hin fortsetzt. So weit mir bekannt, ist OELLACHER der einzige gewesen, welcher die Bildung des Darmrohrs bei den Knochenfischen an Querschnitten studirt hat.

Ueber die Anlage der Leber finde ich nur etwas bei BALFOUR und auch bei OELLACHER angegeben. BALFOUR * sagt darüber „The liver, in the earliest stage in which I have met it in the Trout, is a solid ventral diverticulum of the intestine, which in the region of the liver is itself without a lumen." OELLACHER'S † Mittheilung ist mir nur aus dem zool. Jahresb. 1879. (p. 1009) bekannt, wo über die Anlage der Leber folgendes gesagt wird: „Die Leber wird als solide Wucherung der Zellen des Mitteldarms gebildet, sie liegt rechts neben dem Darme auf den Dotter."

Vergleichen wir jetzt die Bildung des Darmes bei den Knochenfischen mit der bei den Knorpelfischen, so findet man, dass der Process bei beiden vollkomen auf derselben Weise verläuft. Eben als bei den letzteren fand ich dass bei den Knochenfischen, die freien Kerne des Parablast an der Bildung des Darmes sich nicht betheiligen. Bei beiden findet man, dass dieselben überall dort sehr stark angehäuft sind, wo rege Zellbildung stattfindet. Während aber bei den Knorpelfischen der mittlere Theil des Darmrohrs sich erst sehr spät schliesst, indem dasselbe hier, wie BALFOUR sagt „remain till late in embryonic live as the umbilical or vitelline canal, connecting the yolk-sack with the alimentary cavity," bildet dagegen bei den Knochenfischen der Darm vom Anfang seiner Bildung an, ein überall geschlossenes Rohr, das mit dem Nahrungsdotter an keiner Stelle in offener Verbindung steht. Aehnlich lauten auch in dieser Beziehung die kurzen Angaben von BALFOUR, denn er sagt: „So far as I have been to make out, all communication between the yolk-sack and the alimentary tract is completely obliterated very early."

Es ergiebt sich also aus dem Mitgetheilten, dass die Knochenfische sich in der Bildung ihres Darmes vollkommen den Knorpelfischen anschliessen, bei beiden wird das Darmrohr, durch Bildung zweier laterale Falten angelegt, die nach

* BALFOUR, A Treatise on Comperative. Embryologie. 1880.

† J. OELLACHER, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Bachforelle; in: *Bericht naturw. med. Verein in Innsbruck*, p. 141. 1879.

einander wachsend, schliesslich den Darm abschnüren, wie dies auf ähnlicher Weise bei den Vögeln und Reptilien (Sauriern, Schlangen) statt findet.

Auch die Bildung der Kiemenspalten findet bei den Knochenfischen in ganz ähnlicher Weise als bei den Knorpelfischen statt, wie aus BALFOUR's * Angaben von den letztgenannten hervorgeht, indem er sagt: „the outgrowth from the throat meets the passive external skin, coalesces with it, and then, by the dissolution of the wall separating the lumen of the throat from the exterior, a free communication from the throat outwards is effected. Thus it happens that the walls lining the clefts are enterily formed of hypoblast."

Wir haben gesehen, dass die Knochenfische sich vollständig so verhalten.

Schliesslich will ich noch erwähnen, dass die Anlage des embryonalen Spritzloches auch von KUPFFER † gesehen und (vom Hecht) abgebildet ist (Taf. IV, Fig. 43). Ihre wahre Bedeutung hat er aber verkannt, denn er hat dieselbe als eine sehr frühe Entwickelungsstufe des Herzens beschrieben, ich werde darauf später bei der Anlage des Herzens noch ausführlicher zurückkommen.

---

## DIE LEISTUNGEN DES OBEREN KEIMBLATTES.

### *Die Anlage des Centralnervensystems; Grundschicht und Deckschicht.*

Ueber die Anlage des Centralnervensystems verdanken wir KUPFFER § die ersten genaueren Untersuchungen, seine vortrefflichen Angaben sind später durch GÖTTE ** noch ausführlicher und eingehender geschildert, sodass ich über die Bildung des in Rede stehenden Organes sehr wenig neues mitzutheilen habe. Die Resultate meiner Untersuchungen stimmen mit den des letztgenannten Beobachters in den meisten Punkten überein, wenigstens gilt dies für die Anlage des Nervensystems und die Bedeutung der Grund- und Deckschicht; dagegen muss ich, was seine Angaben über die Sinnesplatten betrifft, von ihm abweichen.

---

* F. M. BALFOUR, A Monograph on the Dévelopment of Elasm. Fishes.

† C. KUPFFER, Die Entwickelung des Herings im Ei; in: *Jahresb. der Commission zur wissensch. Untersuchung der Deutschen Meere in Kiel für die Jahre* 1874, 1875, 1876. Bd. IV, V, VI.

* C. KUPFFER, Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische; in: *Archiv f. mikrosk. Anatomie.* B. IV, 1868.

† A. GÖTTE, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. III. Ueber die Entwickelung des Central-Nervensystems der Teleostier; in: *Archiv für mikrosk. Anatomie.* Bd. XV, p. 139. 1878.

Schon in ein ziemlich frühes Entwickelungsstadium, fängt die obere Zellenschicht des Archiblast, wie wir dies schon früher gesehen haben, sich zu ein eigenes Häutchen, die „Deckschicht" wie GÖTTE sie bezeichnet hat, zu differentiren, und diese Deckschicht nimmt weder an der Bildung des Centralnervensystems, noch an der der Sinnesorgane einigen Antheil, wie der eben genannte Forscher dies gleichfalls schon nachgewiesen hat. Ich kann dies vollständig bestätigen und habe ebenfalls schon angegeben, dass auch bei dem Durchbruch der Kiemenspalten, die Deckschicht daran sich nicht betheiligt.

Nachdem die einseitige Verdickung, das Embryonalschild: KUPFFER, sich gebildet hat, schreitet die Concentration innerhalb des Schildes weiter gegen der Meridian fort, der die Axe des Schildes bildet. Indem nun die Zellen des oberen Keimblattes immer mehr in der Richtung der Axe auf einander rücken, und die Zellen des Mesoderms zur Seite drängen, ist die nächste Erscheinung, welche den weiteren Fortschritt einleitet, das Auftreten eines kielartigen Vorsprungs an der unteren, dem Parablast zugewandte Fläche des Embryonalschildes, wodurch an der Dotterkugel eine Furche eingedrückt wird. Dieser Kiel ist zuerst von KUPFFER * genau an dem Ei von Gasterosteus, Spinachia und Gobius beschrieben; er besteht aber nur aus den Zellen des oberen Keimblattes. So bald sich derselbe vollständig ausgebildet hat, trifft man unter ihm nur das einschichtige Entoderm an, und jederseits neben ihm liegt das Mesoderm als einpaariges Blatt, wenigstens gilt dies für den vorderen und mittleren Theil der Embryonalanlage, während dagegen im hinteren Theil die Keimblätter noch continuirlich zusammenhängen. Noch bevor sich aber der Kiel vollständig ausgebildet hat, sieht man auf ihrer Oberfläche eine axiale Furche und an Durchschnittpraeparaten bemerkt man, dass die Deckschicht von jener darunter liegenden Furche abgehoben erscheint, wie dies auch schon von GÖTTE angegeben ist und ich auf Taf. II, Fig. 8 ebenfalls abgebildet habe. Die Ausbildung dieser axialen Furche ist leicht begreiflich, wenn man bedenkt, dass die Zellen des Ektoderms von beiden Seiten nach der Medianebene zu, gegen einander stauen und dadurch die erste Anlage des Centralnervensystems der Teleostei, als eine breite, schildförmige Verdickung des oberen Keimblattes, Axenplatte: GÖTTE, erscheinen muss, der anfangs in der Medianebene eingedrückt ist und dadurch unvollständig in zwei Hälften, Medullarplatten: GÖTTE, gesondert wird; zwischen diesen beiden, wenn auch wenig seitlichen Verdickungen verläuft dann die oben erwähnte Furche, die aber sehr bald wieder, gleichzeitig mit dem Schwinden der beiden Medullarplatten verstreicht, was mit der vollständigen Ausbildung des Kieles zusammen-

* KUPFFER, l. c.

fällt. Die nach beiden Seiten in der Medianebene stauenden Zellenmassen des Ektoderms machen es auch weiter sehr erklärlich, wie es bei den Knochenfischen nicht zu der Bildung einer Medullarrinne kommen kann, sondern wie das Nervensystem hier anfangs erst vollständig solide erscheinen muss und erst später auf einer von der bei den anderen Wirbelthieren etwas abweichenden Weise, sich ein Medullarcanal bilden muss.

Alle Zellen des Ektoderms rücken so allmählig, unter Zurücklassung einer einfachen Zellenlage, als Grundschicht der Oberhaut, in den Kiel zusammen. Erst dann wenn die Chorda sich anzulegen anfängt, beginnt der Ektodermkiel mehr und mehr die Gestalt des späteren Nervensystems anzunehmen und beginnt auch seine Abschnürung von der Oberhaut, unter gleichzeitiger Abrundung seiner Oberfläche und erst viel später fängt die Bildung der senkrechten Spalte in seinem Innern an. Diese Spaltbildung scheint auf einer theilweise stattfindenden Auflösung der sich in der Mittellinie befindlichen Zellen zu beruhen, was, wie ich glaube, aus folgenden Beobachtungen hervorgeht. Untersucht man Querschnittserien von Embryonen aus verschiedenen Entwickelungsstadien, welche man vorher entweder mit Boraxcarmin, oder mit Pikrocarmin oder mit Alauncarmin gefärbt hat, so bemerkt man, dass in den früheren Entwickelungsstadien die Zellenkerne des Centralnervensystems überall gleichmässig gefärbt werden, und dass auch das Protoplasma der Zellen selbst mehr oder weniger tingirt ist. In etwas spätern Entwickelungsstadien sieht man dagegen, dass der binnenste Theil des Centralnervensystems, dort, wo sich bald die senkrechte Spalte zeigen wird, die Farbstof nicht aufgenommen hat und dadurch von den umgebenden Partien sich unterscheidet. Bei Anwendung sehr starker Vergrösserungen bemerkt man hier eine äusserst feinkörnige, sehr schwer zu verstehende und zu beschreibende Masse und in noch spätern Entwickelungsstadien, macht sich hier zuerst die in Rede stehende Spalt sichtbar, die überall von rauhen, zackigen Rändern begrenzt wird. Auch dann, wenn bei Anwendung kleinerer Vergrösserungen die Spalt deutlich sichtbar ist, sind ihre Ränder noch rauh und erst in viel späteren Entwickelungsstadien fangen dieselben an glatt zu werden. Dies Alles weisst wie ich glaube wohl darauf hin, dass die Spaltbildung durch Auflösung einiger in der Mittellinie gelegenen zelligen Elemente entsteht.

Dass man hier wirklich mit einer Auflösung einiger zelligen Elementen zu thun hat, wodurch allmählich die Spalte entsteht, geht, wie ich glaube noch aus einem anderen Umstand hervor, nämlich aus der Bildung den hinteren Rückenmarkswurzeln. Wie wir gleich näher sehen werden, fangen sich nämlich die obersten Zellen des Rückenmarks schon in einem frühen Entwickelungsstadium, zu einer Art kamm oder Leiste umzubilden, dem „neural crest" von

Marshall und Balfour bei den Elasmobranchii homolog, aus welchem später die hinteren Wurzeln der Spinalnerven auswachsen, und dieser Nervenkamm ist schon viel früher sichtbar als die Spalte in dem centralen Nervensystem. Alle diese Erscheinungen sind schwer zu deuten, wenn man die Bildung der senkrechten Spalte im Innern des centralen Nervensystems aus dem gelockerten Zusammenhang der engverbundenen, aber nach ihrer Entstehung doch aus einanderzuhaltenden Seitenhälften des Kiels erklären will, wie dies von Götte geschehen ist. Wie wir nachher bei der Entwickelung der Sinnesorgane sehen werden, liegen auch die Augenblasen sich anfangs solide an und das Hohlwerden derselben hält gleichen Schritt mit dem des vorderen Theiles des Centralnervensystem (dem Vorderhirn) aus welchem sich ihren Ursprüng nehmen. Der Process verläuft bei den Augenblasen vollständig in ähnlicher Weise als in dem Centralnervensystem und bei den erstgenannten lässt sich die Spaltenbildung wohl schwerlich aus einem gelockerten Zusammenhang der eng verbundenden Seitenhälften erklären.

---

Karl Ernst von Baer * verdanken wir die ersten ausführlicheren Mittheilungen über die Entwickelung des Centralnervensystems bei den Knochenfischen. Er beschreibt die Bildung einer Medullarfurche und deren Tieferwerden als eine Folge des sich Erheben der beiderseits der Furche liegenden Rückenwülste. Mit dem schmäler und höherwerden der Rückenwülste wird die Medullarrinne fast zu einem Rohr geschlossen. Ein zartes Häutchen soll nach ihm die noch offene Rinne überziehen; unter dem Häutchen sollen dann die Ränder der Rückenwülste verschmelzen und so die Medullarrinne zu einem Rohre geschlossen werden.

C. Vogt † schildert den Vorgang fast in ganz übereinstimmender Weise mit von Baer, namentlich das Auftreten der Rückenwülste und das erste Erscheinen der Furche. Von dieser sagt er, dass sie erst flach sei und allmählich sich verenge und vertiefe. Wenn die Furche bereits tief und schmal erscheint, hat auch Vogt eine Haut brückenartig darüber gespant gesehen und erklärt die Erscheinung derselben abweichend von von Baer folgendermassen: zweierlei Zellen setzen die gesammte Keimhaut, die Embryonalanlage mit inbegriffen, zusammen, epidermoidale Zellen von Charakter des Plattenepithels, ohne Kerne, und zweitens embryonale Zellen, kaum halb so gross, wie jene, nicht abgeplattet und mit deutlichem Kern, aber ohne Kernkörperchen. Anfänglich sind beiderlei Zellen gleichmässig in der ganzen Keimhaut vertheilt, die ersteren in

* K. E. von Baer, Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Thiere. 1835.

† C. Vogt, Embryologie des Salmones. 1842.

mehrfacher Lage zu oberst, die anderen darunter; dann sammeln sich aber die embryonalen Zellen, unter der Epidermis zusammenrückend, zur Embryonalanlage (bande primitive) und aus diesen entständen dann die Rückenwülste. Die Epidermis soll anfänglich die Erhöhungen und Vertiefungen folgen, aber wenn die Wülste sich starker erhoben haben, löst sich die dadurch gezerrte Epidermis vom Bodem der Furche ab und spannt sich als freie Decke darüber hin, den obern Rändern der Rückenwülste aufrührend. Unter der Epidermis sollen dann die Rückenwülste zur Vereinigung streben, was aber erst später stattfindet. Auch Lereboullet * schliesst sich im Allgemeinen die Ansichten von von Baer und Vogt an. Von der Forelle sagt er: „peu de temps après le soulèvement de l'embryon en forme de cylindre, la région dorsale de ce cylindre se déprime en goutière dans toute sa longueur. Cette goutière (sillon dorsale) est plus profunde dans la partie moyenne que vers les éxtremités; elle s'élargit en avant. Le sillon dorsale commence a se fermer dans la region cèphalique, cette fermeture a lieu par le rapprochement des carènes, et se fait d'avant en arrière. Plus tard la même opération se produit d'arrière en avant dans la région postérieure der corps, et peu à peu la région supérieure du cylindre embryonnaire est changée en tube dans toute sa longueur."

Es war Kupffer †, dem wir die wichtige Entdeckung verdanken, dass die Anlage des Centralnervensystems der Knochenfische (Gasterosteus Gobio) nur im ersten Anfange als eine mit einer medianen Furche versehene Verdickung des oberen Keimblattes den entsprechenden Anlagen der höheren Wirbelthiere ähnlich sei; nach dem Schwunde dieser Furche aber sich in Form eines soliden, nach unten kielformig vorspringenden Stranges darstelle, dessen Aushöhlung erst später erfolge. Es ist die mulderförmige Einsenkung der Oberfläche des Embryonalschildes im Verlaufe der Mittellinie, welche Kupffer zuerst richtig aufgefasst hat und welche von der früheren Autoren als „Rückenfurche: von Baer, „sillon dorsale:" Vogt, Lereboullet, bezeichnet ist, die aber mit der Rückenfurche bei den übrigen Wirbelthieren nicht identificirt werden darf. Erst viel später, in einem Stadium das mit der Linsenbildung zusammenfällt, bemerkt man dass, das Hornblatt wie Kupffer es beschreibt, erst am Vorderhirn, dann gleichmässig nach hinten fortschreitend, von dem Medullarstrange an der obern Mittellinie sich ganz löst und nun unter dem als Epidermis erhobenen Blatte eine Furche sich bildet, die von oben her in den Strang eindringt. Die Furchen-

* Lereboullet, Resumé d'un travail d'embryogenie comparée, sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Écrevisse; in: *Ann. des Sc. nat.* IV Serie. Zool. T. I. 1854.

† C. Kupffer, l. c.

bildung fängt aber im Centrum an, wie wir gesehen haben, doch lässt sich dies nur an feinen Querschnitten nachweisen und dazu eigneten sich die von KUPFFER untersuchten kleinen Knochenfischeier nicht. Der erste, welcher diese Angaben von KUPFFER bestätigt hat, war GÖTTE * und kurz nachher folgte eine ähnliche Bestätigung von SCHAPRINGER † „Der canalis centralis medullae spinalis bildet sich also bei der Forellen, wie SCHAPRINGER angiebt, nicht wie bei den Säugethieren, Vögeln und Amphibien durch Verschluss der Rückenfurche und überhaupt nicht dadurch, dass sich in der Anlage des Centralnervensystems von aussen eine Furche einsenkt, sondern durch einem im Innern dieser Anlage auftretenden Spaltungsprocess." Ganz ähnlich lauten die Mittheilungen von WEIL §. Auch er giebt an, dass das Centralnervensystem anfangs solide ist und erst später hohl wird, und was die Bildung des Centralcanals selbst anbelangt, so bestätigt er die Angaben von SCHAPRINGER, dass derselbe sich durch einen im Innern der Anlage auftretenden Spaltungsproces bilde. Besonders werthvoll sind diese Mittheilungen, indem die Resultate an Querschnitten gewonnen sind.

Was schon von OELLACHER'S ** ausführliche Mitheilungen bei der Bildung der Keimblätter angeführt ist, gilt ebenfalls von seinen Angaben über die Bildung des Centralnervensystems, dass sie nämlich nicht leicht in kurzen Worten wieder zu geben sind.

Die erste Sonderung am Forellenkeim besteht nach ihm in der Bildung des oberflächlichen, aus abgeplatteten Zellen zusammengesetzten Hornblattes, oder der künftigen Epidermis, die Schicht, welche ich in Nachfolgung von GÖTTE als Deckschicht bezeichnet habe und die jedenfalls wohl nicht als Hornblatt oder Epidermis aufgefasst werden darf, indem sie sich an keinerlei Bildung betheiligt.

Dann beginnt nach OELLACHER die Scheidung eines zweiten Blattes unterhalb des Hornblattes von einer unteren noch weiteren Differenzirung harrenden Zellenmasse, das Sinnesblatt: OELLACHER. Auf Querschnitten bemerkt man dann, dass die Zellen der oberen Lagen, mit Ausnahme derer hart unter dem Horn-

* A. GÖTTE, Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere; in: *Centralbl. für die medic. Wiss.* 1869. N⁰. 24.

† SCHAPRINGER, Ueber die Bildung des Medullarrohrs bei den Knochenfischen; in: *Sitzb. der K.K. Akad. der Wiss. zu Wien.* Bd. 64, III Abth. 1871.

§ WEIL, Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung der Knochenfische. *Sitzb. Akad. Wien.* Bd. 65, III Abth. 1872.

** J. OELLACHER, Beiträge zur Entwickelung der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie; in: *Zeitschr. f. wiss. Zoologie.* Bd. XXIII. 1873.

blatte, rundlich polygonal sind. Beide Lagen grenzen sich auf beiden Flügeln durch einen ziemlich deutlichen Contour ab, die jedoch in der Mitte fehlt. Hier erscheinen die Zellen der oberen Lagen concentrisch angeordnet und gehen die mehr länglichen Formen der oberen Lagen successive in die rundlich polygonale der unteren über. Diese Bildung nennt OELLACHER „Axenstrang, indem hier die Zellen des Sinnesblattes mit dem der unteren noch undifferencirten Zellmasse so vermischt sind, dass eine genaue Scheidung zwischen beiden nicht möglich ist. Es ist nun die rundliche polygonale Zellenmasse, welche nach OELLACHER die Anlage für das mittlere oder motorische und für das untere oder Darmdrüsenblatt darstellt.

In einem weiteren Stadium, erscheint wie OELLACHER angiebt, der Embryonalschild bedeutend vergrössert, er hat sich nach vorn und nach den Seiten hin ausgedehnt und wird etwas breiter als lang. Nach rückwärts ist er stumpf zugespitzt und endet in eine kleine knopfförmige Anschwellung, die Schwanzknospe. Der Embryonalschild ist durch eine seichte Rinne rings um die vordere Peripherie der Schwanzknospe von dieser äusserlich getrennt. Von dieser Rinne aus zog eine zweite wenig tiefere über die Oberfläche des Embryonalschildes hin nach vorn bis über die Mitte desselben, wo sie unmerklich ausläuft. Diese Rinne, theilt den Embryonalschild, so weit sie reicht, in zwei seitliche symmetrische Hälften. Die Furche hält er für eine Folge des sich entwickelenden Kieles, da sie in eben dem Maass tiefer wird, als der Kiel selbst sich nach unten verlängert.

Der Kiel ist nach OELLACHER der Ausdruck des nach unten, gegen den Dotter vorspringenden Axenstranges. Letztgenannter beginnt am hinteren Leibesende des Embryo, in der Schwanzknospe, hier grenzt er zuerst wahrscheinlich direct an das Hornblatt, ein Sinnesblatt liess sich wenigstens nicht nachweisen. An der Grenze von Schwanzknospe und Embryonalschild tritt links und rechts vom Axenstrang das Sinnesblatt auf, das sich aber ohne deutliche Grenze in den letzteren verliert. Das Sinnesblatt wird links und rechts vom Axenstrange immer mächtiger und das Centrum des concentrisch geschichteten Axenstranges rückt immer weiter herab. Dies ist am ausgeprägtesten ungefähr in der Gegend der vorderen Hälfte der Rückenfurche und hier spricht sich das Herabgedrängtwerden des Axenstranges auch durch ein sehr starkes Vorspringen desselben gegen den Dotter aus.

In dem Stadium, welches OELLACHER als das des birnförmigen Embryonalschildes bezeichnet, springt der Kiel mehr vor und wird nach vorn über das Bereich des Axenstranges hinaus verlängert; damit Hand in Hand geht eine Vertiefung und Verlängerung der Rückenfurche nach vorn. Im hinteren Bereiche

A 3

des Axenstranges ist die Rückenfurche verstrichen und dafür trifft man eine Verdickung des Sinnesblattes über dem Axenstrange an, indem eine mehrfache Lage von platten Zellen um die oberen Hälfte desselben auftritt, auch im Bereiche des vorderen Theils der Rückenfurche sieht man das Sinnesblatt in der Mitte verdickt.

An dem Axenstrang selbst unterscheidet OELLACHER den Kopftheil, im Gegensatz zum Rumpf- und Schwanztheil, erstgenannter stellt nach ihm die solide Anlage des Gehirns vor. Es folgt dann später die Scheidung des Axenstranges in einen oberen dem Sinnesblatte angehörigen und in einen unteren Theil, der eine rundlich viereckige, in der Axe gelegene Zellgruppe darstellt und ein Gebilde des mittleren Blattes repraesentirt, die Chorda dorsalis. Der obere Theil aber stellt der Medullarstrang dar, von dem aus rechts und links das Sinnesblatt sich verschmächtigend ausläuft. Das spätere Hohlwerden des Centralnervensystems scheint dann nach OELLACHER durch Auflösung der centralen Zellenmasse vor sich zu gehen wie aus folgenden Satz hervorgeht: „Hierbei scheint, wie häufige zerrissene Ausfüllungsmassen des späteren Medullarrohrs zeigen, eine Masse von Zellen im Innern des Medullarstranges zu Grunde zu gehen, eine Erscheinung, der wir öfter beim Hohlwerden solider Anlagen im Verlaufe der Entwickelung bei der Forelle begegnen." Wenn ich mich auch, was dem letztgenannten Satz betrifft, mit OELLACHER einverstanden erklären kann, so muss ich doch bedeutend von ihm abweichen, was seine Angaben über den Axenstrang angeht, wie aus dem früher mitgetheilten genügend hervorgeht.

ROMITI * dessen Arbeit ich indessen nur aus dem Referat von WALDEYER kenne, kommt zu dem Schluss, dass die Entwickelung des Centralnervensystems bei den Knochenfischen, nicht so wesentliche Differenzen von dem Vorgange bei den übrigen Vertebraten zeige, wie man es nach den hervorgehenden Arbeiten angenommen. Denn bei der Forelle gehe das Hornblatt in Form einer Einstülpung in die Bildung des Rückenmarks ein und liefere dessen Epithel. Die Lichtung entstehe dann durch Auseinanderweichen beider Lagen der eingestülpten und nachher abgeschnürten Falte des Hornblattes.

Dagegen giebt VAN BAMBEKE † wieder an: „Sur les coupes transversales on distingue, sous la membrane enveloppante le cordon médullaire qui, soit dit en passant, est d'abord plein, comme cela s'observe chez les poissons osseux en général."

---

* ROMITI, Studi di Embryologia. Rivista clinica di Bologna. 1873.

† CH. VAN BAMBEKE, Recherches sur l'embryologie des poissons osseux; in: *Mémoires couronnés et Mémoires des Savants étrangers publiés par l'Acad. royale et Belgique.* XL. 1876.

Ungefähr zu denselben Resultaten als ROMITI ist CALBERLA * gelangt ohne dass er indessen die Untersuehungen ROMITI's kannte. Als Untersuchungsmaterial haben ihm die Lophobranchier (Syngnathus) gedient, später hat er auch Lachs- und Forellenembryonen untersucht und ist hier, was die Bildung des Centralnervensystems angeht, zu denselben Schlüssen als bei den Lophobranchiern gekommen.

Nachdem die Embryonalanlage bei Syngnathus die Biscuitform erreicht hat und die Rückenfurche erschienen ist, findet man nach ihm die Embryonalanlage mit einer einfachen Lage grosser fast quadratischer Zellen bedeckt; unter der Mitte der Rückenfurche finden sich unter der eben angeführten Zellsehieht, Zellen, die in Form und Grösse der ersteren völlig gleiehen und die mit denselben an der tiefsten Stellen der Rückenfurche zusammenstossen. Diese Zellen im Innern der Embryonalanlagen sind in zwei sich berührende, senkrecht gegen die Rüekenfurche, der Längsaxe der Embryonalanlage folgende Lagen angeordnet, deren Berührungsflächen auf Querschnitten das Bild einer geraden oder gezackten Linie darboten. Diese Zellen, die den die Oberfläche der Embryonalanlage bedeekenden Zellen in Form und Grösse gleichen, stehen durch die Art ihrer Anordnung in Uebereinstimmung mit den letztgenannten Zellen, man darf nach ihm deshalb annehmen, dass sie den letzteren zugehören sei es nun, dass Zellen der oberflächlichen Sehicht sich in die Tiefe eingesenkt, oder dass die daselbst befindlichen Zellen durch Zelltheilung sich von den den Boden der Rückenfurche bildenden Zellen abgetrennt haben. In einem etwas späteren Stadium, wenn eine scharfe Sonderung der Keimblätter sich erkennen lässt, bildet das Ektoderm einen soliden Strang mit einem nach unten gerichteten scharfen Kiel, der fast überall vom Mesoderm in ein oder mehrfacher Zellenlage bekleitet, das Entoderm in den Dotter hineindrängt. Die in dem soliden, von der inneren Schieht des Ektoderm gebildeten Kiel befindlichen zwei Zellenreihen, die mit der äusseren Schicht desselben Keimblattes zusammenhängen, zeigen auf Querschnitten, von nur um ein weniges älteren Embryonen, eine sehr regelmässige Anordnung in zwei Reihen, deren Berührungsflächen wie oben erwähnt, im Durchschnittbild eine gerade oder zickzackförmige Linie geben, die jetzt bis nahe an die untere Grenze des Ektodermkieles herabreicht. Diese beiden Zellschichten stehen mit den an Boden der Rückenfurche befindliehen Zellen der äusseren Schicht des Ektoderm in Zusammenhang. Aus ihrer Form und Grosse schliesst CALBERLA auf ihre Abstammung von den Zellen der äusseren Schicht des Ekto-

* C. CALBERLA, Zur Entwickelung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten; in: *Morph. Jahrb.* Bd. III, p. 226. 1877.

*

derm, sie wären also den den Boden der Rückenfurche begrenzenden Zellen gleichwertig.

Durch die Art ihrer Anordnung theilen diese Zellschichten, gerade wie die Medullarrinne der höheren Wirbelthiere, die Medullarrohranlage in zwei Theile. Befände sich zwischen diesen beiden Zellschichten ein Raum, auf Querschnitten als eine Spalt bemerkbar, so ware diese nach dem Verfasser unbedingt als ein Theil der Rückenfurche anzusehen. Hier berühren sich aber diese beiden Zellschichten, so dass zwischen ihnen kein Lumen vorhanden ist. Wenn etwa im Verlaufe der Entwickelung diese beiden Zellschichten wieder aus einander weichen, so kann man dann nach CALBERLA mit Recht sagen, dass das entstandene Lumen der Rückenfurche entspricht. Es ist nun der Ektodermkiel, welcher nach ihm die erste Anlage des Medullarrohres darstellt. Die Anlage des Rückenmarks hängt bald nur durch eine schmale Leiste mit der oben die Embryonalanlage bedeckenden Ektodermschicht zusammen. Mit dem Beginn oder der Vollendung der Abschnürung des Darmrohrs, beginnt an den oft erwähnten zwei Zellenreihen im Innern der Rückenmarksanlage eine Veränderung. Man bemerkt auf Schnitten wie die, den untersten Theil der früher beschriebenen Linie durch ihre aneinanderstossende Seiten bildenden Zellen auseinanderzuweichen beginnen. Anfänglich sind daran nur zwei bis drei Zellen betheiligt, bald aber greift diese Spaltung weiter nach oben. Die Spaltung erfolgt nach CALBERLA ohne Verflüssigung oder zu Grunde gehen von Zellen. Das in der Bildung begriffene Lumen ist meist mit krümlicher oder durchscheinender Masse ausgefüllt, welcher Substanz, wie CALBERLA annimmt, wohl von einer beim Auseinanderweichen der Zellen exsudirten eiweisshaltigen Flüssigkeit stammt, die durch die Härtungsflüssigkeit in diesen Zustand übergeführt wurde.

Bis jetzt sind diese Beobachtungen von CALBERLA wenigstens für die Knochenfische, von keinem der spätern Autoren bestätigt. Schon KUPFFER * sagt in seiner Entwickelungsgeschichte des Herings: „ich muss aber hinzufügen dass mich die Durchschnittbilder von CALBERLA nicht ganz überzeugen. Die Entscheidung liegt in Fig. 1. Der geehrte Autor zeichnet dort eine an die Deckschicht sich anschliessende Doppelreihe von Zellen, die eine Strecke weit in die Axe der Embryonalanlage hineinreicht, mit dunkleren Contouren als die umgebenden Zellen, aber in Ubereinstimmung mit den Zellen der Deckschicht. Die Herkunft dieser Zellen von der die Oberfläche bedeckenden Zellen, finde ich in Fig. 1 nun gar nicht bestätigt. Denke ich mir die dunkleren Contouren weg, so stimmen die

* C. KUPFFER, Die Entwickelung des Herings im Ei; in: *Jahresb. der Comm. zur wissensch. Unters. der deutschen Meere in Kiel für die Jahre* 1874, 1875, 1876. IV, V, VI Jahrg.

fraglichen Zellen mit denen der Umgebung in Form und Grösse durchaus überein. Weshalb sie aber dunkler in der Zeichnung begrenzt worden sind, das erhellt aus dem Text nicht. Sonach scheint mir die Sache noch nicht spruchreif zu sein."

Auch GÖTTE bestreitet die Angaben von CALBERLA sehr ausführlich und fasst die Bildung des Centralnervensystems bei den Knochenfischen in folgenden Worte zusammen:

1) Die Grundlage des Centralnervensystems der Forelle ist das obere Keimblatt, in welches das Ektoderm nach der Bildung des Entoderms sich direct verwandelt; eine axiale Verschmelzung jenes Keimblattes mit der anliegenden Schicht des Entoderms oder dem sich alsbald entwickelnden mittleren Keimblatte findet zu keiner Zeit statt.

2) Die erste Sonderung am Forellenkeime überhaupt ist die Bildung der häutigen Deckschicht auf der Oberfläche des Ektoderms, welche aber an den Anlagen des Centralnervensystems und der Sinnesorgane, insoweit sie sich von der Oberhaut ablösen, sich nicht betheiligt und zuletzt in der Oberhaut unkentlich aufgeht.

3) Die erste Anlage des Centralnervensystems der Teleostier erscheint als eine breite, schildförmige Verdickung des oberen Keimblattes, — Axenplatte, — welche anfangs durch den vorragenden Theil des Entoderms, bez. des mittleren Keimblattes (Axenstrang) in der Medianebene eingedrückt und verdünnt und dadurch unvollkommen in zwei Hälften (Medullarplatten) gesondert wird.

4) Die schildförmige Axenplatte zieht sich alsbald von beiden Seiten zu einem medianen, nach unten vorragenden Kiel zusammen, indem die in der Medianebene gegen einander gestauten beiderseitigen Zellenmassen nach unten ausweichen und die Axenplatte so gewissermassen in derselben Richtung eine geschlossene Falte schlägt, was auch durch die vergängliche oberflächliche Furche angedeutet wird. Indem aber der anfangs unkenntliche Faltenraum in dem sich von dem übrigen Keimblatte oder der Oberhaut abschnürenden Kiele in Gestalt einer Spalte erscheint und so diese solide Anlage des Centralnervensystems in eine röhrenförmige verwandelt, ergibt sich deren Uebereinstimmung mit derjenigen der übrigen Vertebrata: die offene Medullarfurche der letzteren ist bei den Teleostiern in eine geschlossene Falte verwandelt, deren Blätter erst nach der Abschnürung von der Oberhaut auseinandertreten.

Die Bildung der von GÖTTE als Medullarplatten bezeichneten Seitenhälften der Anlage des Centralnervensystems, beruht wohl nicht darauf, dass die letztere anfangs durch den vorragenden Axentheil des Entoderms eingedrückt wird, sondern ist höchstwahrscheinlich nur der Stauung der Zellen der Ektoderms von beiden Seiten nach der Medianebene zuzuschreiben.

Ich stimme mit GÖTTE vollstandig ein, wenn er sagt: „die Deckschicht senkt sich nicht in die solide kielförmige Anlage des Centralnervensystems ein, sondern bleibt über derselben liegen", sie erscheint über der oberflächlichen axialen Furche bisweilen abgehoben, wie wir das oben gesehen haben. Dagegen kann ich mich nicht mit ihm vereinigen, was seine Angabe betrifft über die nachher eintretende Bildung der Spalte, wodurch die solide Anlage des Centralnervensystems in eine röhrenförmige verwandelt wird.

Ueber den Keil und die Bildung des Centralnervensystems giebt KUPFFER * in seinen Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte des Herings folgendes an: Der Keil erstreckt sich über die halbe Länge des Embryo nach hinten. Ungefähr in derselben Strecke, die der Länge des Kieles entspricht, ist die Oberfläche des Embryo in der Mittellinie muldenförmig eingesenkt und die Tiefe der Einsenkung hält mit der Entwickelung des Kieles einigermaassen Schritt. Diese als Rückenfurche zu bezeichnende Mulde hat nur temporären Bestand, schliesst sich aber nicht nach Art der Medullarfurche der Batrachier, Vögel und Säugethiere durch Erhebung und Aneinanderlage ihren Ränder zum Centralcanal des Markrohres, sondern sie verstreicht wieder, indem sich ihr Boden allmählich erhebt und an der Stelle der Furche der gewölbt und solide Markstrang tritt. Diese eigenartige Rückenfurche der Teleostier reicht an den Eiern derjenigen Fische, an denen ich beobachtet habe, nicht über die ganze Länge des Embryo. So verhält sie sich auch am Heringsei. Das hintere Ende des Embryo bleibt stets convex und somit wird das hintere Ende des Rückenmarks hohl, ohne dass dem Hohlwerden die Bildung einer Rückenfurche vorausgegangen wäre, ein Grund mehr dafür, die in Rede stehende Furche nicht der Medullarfurche der höheren Vertebraten homolog zu achten."

Der letzte Autor, den ich zu erwähnen habe, ist HIS †. Ueber die Anlage des Centralnervensystemes theilt er folgendes mit: „wenn der Embryo aus dem hinteren Theil des Randwulstes schleifenartig gegen die Scheibenmitte hervortritt, als eine kleeblattförmig umgrenzte Erhebung, umschliesst diese Erhebung eine von wulstigen Rändern umgebene breite Grube, die Medullargrube. Eine tiefeinschneidende Medianfurche (Primitivfurche) theilt die Medullargrube in zwei Hälften, deren jede durch eine Parallelfurche von dem anstossenden Rückenwulst geschieden ist. Nach rückwarts verlieren sowohl die Medullargrube als die Rückenwülste ihre scharfen Grenzen, jene flacht sich ab, diese schliessen

* C. KUPFFER, l. c.

† W. HIS, Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo (Salmen); in: *Archiv für Anat. und Entwickelungsg.* 1878. p. 180.

sich dem Randwulste an.” Er beschreibt weiter mehrere 0.050 mm. dicke Schnitten vollständiger Reihenfolgen entnommen und sagt dann: nach all diesem ist es klar, dass die ersten Anfänge embryonaler Formung auch beim Knochenfischkeim als Faltungen sich einleiten. Vom hinteren Seheibenrande aus bildet sich gegen die Mitte eine im Bogen sich krümmende Falte, deren Ränder von beiden Seiten her sich entgegenrücken und später auch sich vereinigen. Der Vorgang verwickelt sich weiterhin dadurch, dass innerhalb des von den zwei Faltenschenkeln umschlossenen Gebietes seeundäre Ein- und Ausbiegungen entstehen und das mit den längsverlaufenden Falten quere sich combiniren, deren Ausbildung in der Folge die specielle Gliederung des Gehirns beherrscht.”

Damit treten nach His denn auch die Darstellungen der älteren Embryologen eines von von Baer und C. Vogt wieder in ihr Recht, welche eine Zeit lang durch die gegentheiligen Angaben von Kupffer, Schapringer, Weil und Oellacher in den Hintergrund gedrängt worden waren und mit vollem Recht haben nach ihm daher auch Romiti, Götte und Calberla die Einheit dadurch wieder herzustellen gesucht, dass sie die stattfindenden Vorgänge auf eine Einfaltung des Ektoderms bezogen haben. Die Abweichung von den sonst bekannten Verhältnissen besteht nach His eben darin, dass die beiden Schenkel der sich bildenden Falte, anstatt zum Rohr mit offener Lichtung sich einzurollen, sich völlig vertikal stellen, und bis zur völligen Verdrängung eines zwischenraumes an einander anlegen. Jene secundäre Furche, welche alle Beobachter gesehen haben ist der Zugang zu der tiefen, die beiden Hälften der Medullarplatte von einander trennenden Spalte.

Ich vermag His in seinen Angaben nieht beizustimmen; ich habe an mehreren Serien von Quersehnitten, die nicht mehr als 0.015 m.m. dick sind, niemals die von His besehriebenen Furchen und Falten gesehen, ausgenommen die über der Mitte des Fmbryonalsehildes verlaufende axiale Furehe, die aber wie wir gesehen, haben sehr seicht ist und sich nicht im Innern des Embryonalschildes fortsetzt. Ist dieselbe aber einmal verstrichen, dann habe ich auch an den feinsten und besten Quersehnitten niemals die Spur einer anderen Furche oder Falte gesehen, sondern ieh fand, dass die Zellen des Embryonalschildes unterhalb der früheren axialen Furehe, vollkommen so aneinander schliessen als an allen andern Orten.

---

Ausserhalb bei den Knoehenfischen, kommt auch eine solide Anlage des Centralnervensystems bei den Petromyzonten und unter den Ganoiden bei Le-

pidosteus vor. Von Petromyzon hat CALBERLA * die Entwickelungsgeschichte des Centralnervensystems in ähnlicher Weise beschrieben als er für die Knochenfische mitgetheilt hat und diese Untersuchungen von CALBERLA sind nachher durchaus von SCOTT † bestätigt. Ueber diesen Gegenstand sagt BALFOUR § „although my own sections do not clearly shew an involution of the outer layer of epiblast cells, the testimony of these two observers must no doubt be accepted on this point." Dagegen giebt er bestimmt vom Lepidosteus an „Along the axial line there is a solid keel-like thickening of the nervous layer of the epidermis, which projects towards the hypoblast. This thickening is the medullary cord; an there is no evidence of the epidermic layer being at this or any subsequent period concerned in its formation." Auch später bestätigt er ** noch wieder diese Angabe.

Schliesslich will ich noch erwähnen, dass BALFOUR die beiden Schichten, welche ich in Nachfolgung von GÖTTE als „Deckschicht" und „Grundschicht" bezeichnet habe, mit dem Namen „epidermic" und „nervous stratum" belegt.

---

Der zuerst von KUPFFER genau beschriebene Ektodermkeil lässt sich an den kleinen, pelluciden Fischeiern (Fierasfer, Scorpaena, Julis, Heliasis u. A.) ganz prachtvoll nachweisen. Derselbe erstreckt sich aber wie dies auch von KUPFFER angegeben ist, nicht über der ganzen Länge des Embryo aus, sondern bleibt auf den vorderen Dreivierteln der Embryonalanlage beschränkt, oft reicht er selbst so weit nicht und streckt sich nicht auf dem hinteren Drittel des Embryo aus. So weit als der Kiel sich erstreckt, reicht auch nur die axiale Furche auf dem Embryonalschild, wie dies ebenfalls von KUPFFER angegeben ist, und die Angabe von CALBERLA †† ist mir also nicht ganz deutlich, wenn er bei Embryonen von Syngnathus acus angiebt, dass die „Ruckenfurche" an der Embryonalanlage vom Kopfende bis zum Schwanzende reicht; es hat schon KUPFFER §§ darauf aufmerksam gemacht. Aber auch HIS *** Angabe ist mir in

* BALFOUR, l. c.

† W. B. SCOTT, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Petromyzonten; in: *Morphol. Jahrb.* Bd VII, p. 101. 1881.

§ F. M. BALFOUR, A treatise on comperative Embryology. Vol. II. 1881.

** F. M BALFOUR and W. K. PARKER, On the Structure and Development of Lepidosteus; in *Proc. of the royal Society.* 1881. N°. 217

†† CALBERLA, l c.

§§ KUPFFER (Entw. des Herings) l. c.

*** HIS, l. c.

dieser Beziehung nicht vollständig klar, wenn er sagt, „dass beim Embryo des Salmens die kurze, kleeblattförmige Embryonalanlage beim ersten Erscheinen eine breite, tiefe Grube (Medullargrube) mit einer Primitivrinne zeigt." Lachs-Embryonen habe ich nicht untersuchen können, aber weder bei der Forelle, noch bei einem der anderen untersuchten Knochenfische habe ich diese Angabe von His bestätigen können.

---

## Die Leistungen des mittleren Keimblattes.

Wir haben das Mesoderm als ein jederseits neben dem Ektodermkeil gelegenes, also bilaterales Zellenblatt verlassen, welches am hinteren Ende des Embryo mit den Zellen der beiden anderen Keimblätter continuirlich zu einem Haufen vollständig indifferenter Zellen zusammenhängt und nach vorne zu allmählich dünner und dünner wird, um schliesslich vollständig zu verschwinden. Die ersten Veränderungen, welche man an den Zellen des Mesoderms wahrnimmt, bestehen darin, dass sie sich in zwei Schichten oder Blätter anzuordnen anfangen, dies gilt zunächst für die lateralen Theile des Mesoderms, während dagegen mehr medianwärts eine solche deutliche Schichtung anfangs fehlt und erst etwas später auftritt. Mit dieser Spaltung der Zellen des Mesoderms in zwei Blätter, von welchen das eine dem Ektoderm anliegt und die Hautfaserplatte (Somatopleure: Balfour), das andere, dem Entoderm anliegend die Darmfaserplatte (Splanchnopleure: Balfour) vorstellt, gruppiren sich auch diese Zellen zu einschichtigen Blättern (vergl. hierzu Taf. III, Fig. 1) und die Spalte zwischen den beiden Blättern bildet die primäre Leibeshöhle. Man kann aber von einem solchen Raum bei den Knochenfischen kaum reden, denn im Rumpfe liegen die beiden Blätter anfangs unmittelbar einander an; allein im Kopf lässt sich eine, wenn auch nur wenig entwickelte Leibeshöhle nachweisen (Taf. III, Fig. 3) und dieselbe entsteht bei den Knochenfischen wie bei den Knorpelfischen hier zuerst.

Die nächsten Veränderungen bestehen dann darin, dass die beiden Mesodermblätter in ihren proximalen Theilen durch eine Reihe von querverlaufenden Linien in eine Anzahl viereckiger Felder abgegliedert werden, und die Folge davon ist natürlich, dass jedes Mesodermblatt in zwei Partien getheilt wird, einen proximalen Theil, welcher dem Centralnervensystem anliegt und Urwirbel oder Vertebralplatte (Somite: Balfour) heisst und einen distalen Theil, der Seitenplatte genannt wird. In diesem Stadium hängen beide Partien noch continuirlich zusammen und die (primäre) Leibeshöhle (Coelom) — eine nur sehr dünne Spalte — erstreckt sich ununterbrochen in den Urwirbel (Taf. II, Fig.

5). Wir wissen aber, dass nur die Spalte in den Seitenplatten die spätere wahre Leibeshöhle (oder das secundäre Coelom) wird.

Durch eine Reihe longitudinal verlaufender Spältchen werden dann zunächst die Urwirbel von den Seitenplatten abgegliedert. Dieselben bilden cylindrische Körper, die Wände derselben bestehen aus cylinderförmigen, hohen Zellen, welche nur in einer einzigen Schicht angeordnet sind, gerade wie wir dies von den Seitenplatten angegeben haben. Die Höhlung der Urwirbel, ein Theil also der ursprünglichen allgemeinen (primären) Leibeshöhle (Coelom) ist wie alle Höhlungen der Knochenfische sehr gering entwickelt. Am besten lassen sich die Verhältnisse der Urwirbel an senkrechten Längsschnitten und Horizontalschnitten studiren. Taf. II, Fig. 6 ist ein Theil eines senkrechten Längsschnittes durch einen Embryo mit 24 Urwirbeln, Taf. II, Fig. 7 ein Horizontalschnitt durch einen Embryo aus einem selben Entwickelungsstadium. Winzig klein sind die Höhlen der Urwirbel bei den Knochenfischen verglichen mit den colossalen Urwirbelhöhlen bei den Selachii. Weniger geeignet für das Studium der Urwirbel bei den Knochenfischen sind die Querschnitte. Die Urwirbel stehen nämlich nicht recht- sondern schiefwinklig auf der Chorda; fertigt man nun eine Serie senkrechter Querschnitte an, so bekommt man natürlich von dem wahren Verhältniss der Urwirbel nie ein getreues Bild. Man muss also die Schnitte ebenfalls in schräger Richtung schneiden um die Urwirbelhöhle in der Schnittrichtung zu bekommen. Taf. III, Fig. 2 stellt einen solchen Querschnitt vor, ebenfalls durch einen Embryo mit 24 Urwirbeln genommen.

Wie die Urwirbel im Kopfe sich verhalten, wage ich für den Augenblick nicht zu entscheiden, nur so viel kann ich angeben, dass auch bei den Knochenfischen im Kopftheil des Embryo unzweifelhaft Urwirbel auftreten. Ich werde versuchen später ihre Verhältnisse etwas genauer zu studiren, ob es mir aber wirklich gelingen wird, ihre weiteren Veränderungen festzustellen, kommt mir für den Augenblick höchst fraglich vor. Dies Thema ist wohl eines der schwierigsten in der ganzen Embryologie, und die Knochenfische, bei welchen man um ihre Entwickelung zu studiren, doch schon mit solchen grossen Schwierigkeiten zu kämpfen hat, scheinen mir für diese Frage wohl sehr wenig geeignet. In dieser Beziehung haben die verdienstvollen Untersuchungen von van Wijhe * für die Knorpelfische schon so manches aufgeklärt.

---

* J. W. van Wijhe, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes; in: *Verhandl. der Koninkl. Akademie v. Wetensch.* Amsterdam 1882.

Bei den Knochenfischen liegen also anfangs Seitenplatten und Urwirbel vollständig neben einander und die Höhle in den Seitenplatten, die wirkliche Leibeshöhle oder das wahre oder secundäre Coelom, die im Rumpfe immer höchst gering entwickelt ist, erreicht im Kopfe bei Embryonen z. B. mit 24—30 Urwirbeln einen verhältnissmässig grossen Umfang. Betrachten wir zuerst die Veränderungen, welche in den Seitenplatten des Kopfes auftreten. Indem das Entoderm unmittelbar dem Parablast aufliegt, liegen natürlich auch die Seitenplatten ganz oberhalb desselben. Sobald sich nun der Kopfdarm anzulegen beginnt, bemerkt man, dass gleichzeitig die Splanchnopleure jederseits einen Fortsatz unter den kaum abgefalteten Seitenrand des Kopfdarmes abschickt (Taf. I, Fig. 2). Die Wände dieses Fortsatzes oder dieser ventralen Ausstülpung der Splanchnopleure umschliessen eine kleine Höhle, die, wie leicht begreiflich, eine unmittelbare Fortsetzung der von den Seitenplatten umschlossenen wahren Leibeshöhle ist. Indem nun die Seitenränder des allmählich mehr und mehr sich abschnürenden Kopfdarmes gleichzeitig lateralwärts wachsen und bald seitliche Ausbuchtungen abschicken, wodurch, wie wir gesehen haben, schliesslich die Bildung der Kiemenspalten zu Stande kommt, stülpen sie natürlich die Splanchnopleure vor sich aus, und verdrängen durch dieses Verfahren die oberhalb des Darmes gelegene Leibeshöhle, die von jetzt an immer mehr und mehr in den inmittelst sich stets vergrössernden ventralen Ausstülpungen der Splanchnopleure, unterhalb des Kopfdarmes ihren Platz nimmt. Bevor die beiden in Rede stehenden Ausstülpungen der Splanchnopleure einander in der Mittellinie begegnen, betheiligen sie sich erst an der Anlage des Herzens, wie wir gleich am Ende dieses Kapitels näher sehen werden. So bald sich das Herz gebildet hat, legen sich die Wände der Splanchnopleure wieder unmittelbar einander und der Herzwand an und es folgt jetzt ein Stadium in der Entwickelung, in welchem die Leibeshöhle im Kopfe verschwunden ist.

Etwas anders, aber in Grossen und Ganzen doch sehr ähnlich, verhalten sich die Seitenplatten in den übrigen Theilen des Embryo, im Rumpf und Schwanz. Wir wissen aber, dass der Darm sich hier durch seine viel geringere Breite vom Kopfdarm unterscheidet. Sobald sich der Darm hier abgefaltet hat, rücken die Seitenplatten, die bis jetzt neben den Urwirbeln gelagert waren, unter denselben, um so jederseits neben dem Darm ihren Platz einzunehmen. Gleichzeitig mit diesem Vorgang tritt dann für die Seitenplatte eine neue Leistung auf, indem sich nämlich von der Somatopleure aus der Segmentalgang anzulegen anfängt. Derselbe ist eine Ausstülpung der Somatopleure (Taf. IV, Fig. 3), der bald nach ihrer Anlage sich vollständig abschnürt. Die Wände des Segmentalganges liegen fast unmittelbar einander an, oder umschliessen ein, auch bei sehr starker Ver-

grösserung kaum sichtbares Spältchen, die unmittelbare Fortsetzung der auch im Rumpfe kaum entwickelten wahren oder secundären Leibeshöhle. Das trichterförmige Ende, mit welchem der Segmentalgang nach vorne anfängt, liegt unmittelbar hinter dem hinteren Ende des Leberfortsatzes.

Ueber das Verhalten des Mesoderms am Schwanzende des Embryo siehe gleich unten.

---

Erst nachdem wir eine bessere Kenntniss über die Bildung der Keimblätter erlangt hatten, liessen sich die Leistungen des mittleren Keimblattes in etwas präciserer Weise feststellen. Ich werde also die Angaben der früheren Autoren nicht erwähnen, sondern fange mit Oellacher * an, dem wir zum Theil schon sehr verdienstvolle und genaue Untersuchungen, über das Mesoderm verdanken. Das mittlere Keimblatt zeigt nach ihm zunächst einen medialen dickeren an seiner dicksten Stelle vierschichtigen und einen lateralen dünneren, bloss zweischichtigen Theil. Beide Theile gehen in einander über, und zwar unter stumpfen abgerundeten Winkeln. Was aber vom dickeren, medialen Theil auf den bloss zweischichtigen lateralen sich fortsetzt, das sind nach Oellacher einzig und allein die obere und untere Reihe länglicher Zellen; alle jene rundlich-polygonalen Zellen, welche früher zwischen den beiden Cylinderzellenreihen lagen, scheinen sich mehr medianwärts zurückgezogen zu haben. Mit dieser Veränderung ist die Bildung der Urwirbelplatten fertig, die beiden dickeren, medialen Theile des mittleren Keimblattes sind es, wie Oellacher angiebt, die sich der Quere nach in Urwirbel spalten, die beiden Cylinderzellenreihen links und rechts, welche allein nach ihm die lateralen Theile des mittleren Blattes ausmachen, nennt er ihrer nächsten Bildung der Peritonealhöhle wegen, vorläufig „Peritonealplatten", wobei er jedoch bemerkt, dass sie in derselben Beziehung zur Pericardialhöhle stehen und ihr Name daher für einen gewissen Theil der beiden Platten in „Pericardialplatten" umzuwandeln sein wird. Die Höhle in den Urwirbeln scheint Oellacher nicht gesehen zu haben.

Im Kopfe nennt er den medialen Theil des mittlern Keimblattes „Kopfplatten" und giebt an, dass auch in der Gegend der Augenknospen das mittlere Keimblatt ebenfalls die Scheidung in Kopfplatten und doppeltschichtige Peritonealplatten zeigt. Vollständig richtig hat Oellacher schon angegeben, dass die Höhlen in den Seitenplatten des Kopfes, die Pericardialhöhlen, wie er die-

* Oellacher, l. c.

selben nennt, sich eher als die des Rumpfes, Peritonealhöhlen seine bilden: „die Spaltung — sagt er — im lateralen Theil des mittleren Keimblattes schreitet viel rascher nach vorn als nach rückwärts."

Dagegen begreife ich nicht, was OELLACHER unter seiner „grossen intermediären Zellmasse" versteht, welche, wie er sagt, „anfangs" zwischen den Peritonealplatten und den Urwirbeln liegt, später unter den Urwirbeln sich einschiebt und einen dreieckigen Raum zwischen unterer äusserer Fläche der Urwirbel, unterer innerer der Peritonealplatten und oberer des Darmdrüsenblattes ausfüllt und aus welche später rechts und links eine rundliche Zellmasse hervorgeht, welche als wahrer Darmfaserplatte „sensu verbi penitiori" das Stroma für die Urniere und den Darm liefert *. So weit mir bekannt, ist OELLACHER der einzige, dem wir genauere Mittheilungen über die Leistungen des mittleren Keimblattes bei den Knochenfischen zu verdanken haben.

---

Vergleichen wir jetzt die Resultate, welche BALFOUR † bei seinen Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Knorpelfische erhalten hat, mit denen, welche wir bei den Knochenfischen gefunden haben, so ergiebt sich fast in jeder Beziehung eine vollkommene Uebereinstimmung. Die Lage des Mesoderms als eine bilaterale Zellmasse jederseits des das untere Keimblatt unmittelbar berührenden Ektodermkeils, die Spaltung desselben in zwei einschichtige Blätter: die Darmfaserplatte (Splanchnopleure: BALFOUR) und die Hautfaserplatte (Somatopleure: BALFOUR), die Bildung von Urwirbelplatten und Seitenplatten, das Auftreten der primären Leibeshöhle im Kopf, bevor dieselbe im Rumpfe vorhanden ist, der Zusammenhang der Keimblätter am hinteren Embryonalende, die spätere Trennung der Urwirbelplatten von den Seitenplatten und die gleich zu beschreibende Anlage des Herzens, verlaufen bei Knorpelfischen und bei Knochenfischen in vollständig übereinstimmender Weise. Nur sind bei den letztgenannten alle Höhlungen sehr klein, während dieselben dagegen bei den erstgenannten verhältnissmässig sehr gross sind.

Die weiteren Veränderungen der Urwirbel- und Seitenplatten hoffe ich später zu beschreiben, für den Augenblick will ich mich nur auf die ersten und allgemeinen Leistungen der Keimblätter beschränken. Nur noch ein Wort über die erste Anlage des Segmentalganges (Urnierengang), auf ihre weiteren Verände-

* J. OELLACHER, l. c. p. 76.

† T. M. BALFOUR, Elasm. fishes.

rungen komme ich später zurück. Schon 1867 hat ROSENBERG * in ganz ausgezeichneter Weise die Entwickelung der Teleostier-Niere, besonders nach Untersuchungen an Hecht-Embryonen studirt. Nach ihm bildet sich der Segmental- od. Urnierengang (WOLFF'scher Gang: ROSENBERG) durch Abschnürung einer ausgebuchteten Partie der Hautfaserplatte und ist nach ihm mit Recht in weiterer Instanz vom mittleren Keimblatte abzuleiten. Seine Untersuchungen wurden später von OELLACHER † bei der Bachforelle bestätigt. Von derselben sagt er „die obere Peritonealplatte erscheint zunächst links nahe ihrer Umschlagsstelle in die untere Peritonealplatte nach oben ausgebaucht und diese Ausbauchung ist an ihrer Basis gegen ihr eigenes Lumen beiderseits eingeknickt. Die obere Peritonealplatte mit ihrer Ausbauchung hat ganz die Form eines griechischen $\Omega$. Der ausgebauchte Theil der oberen Peritonealplatte ist etwas dicker als der übrige Theil derselben, er springt gegen die untere Fläche der Urwirbel sowie gegen die äussere der intermediären Zellmasse vor und scheint beide einzudrücken. Es ist kein Zweifel, dass diese Ausbauchung der oberen Peritonealplatte, deren äussere und innere Umbiegungsstelle in den medialen und lateralen Theil der ersteren schon fast bis zur Berührung genähert sind, in Begriffe steht sich abzuschnüren. Wie die successiven Durchschnitte durch die vordere Rumpfgegend zeigten, ist diese Ausbauchung nichts anderes als der Durchschnitt einer longitudinalen Falte, der oberen Peritonealplatte, die nach ihrer völligen Abschnürung ein Rohr darstellt, das den Urnierengang bildet." Auch GÖTTE § giebt von der Bachforelle an, dass der Urnierengang sich in seinem grossen Theile vom Parietalblatte abschnürt. Vergleichen wir jetzt die Entwickelungsgeschichte des Urnierenganges bei den Knochenfischen mit der bei den Knorpelfischen, so stossen wir hier auf einige Unterschiede. BALFOUR ** beschreibt die Anlage des Segmentalganges bei den Elasmobranchii folgenderweise: „the first traces of the urinary system become visible at about the time of the appearance of the thirt visceral cleft. At about this period the somatopleure and splanchnopleure become more or less fused together at the level of the dorsal Aorta and thus each of the original plates of mesoblast becomes divided into a vertebral plate and lateral plate. The mass of cells resulting from this fusion corresponds with WALDEYER's intermeditate cell-mass in the Fowl. From this cell-mass a solid knob grows outwards towards the epiblast. It is mainly, if not enterily, deri-

---

* A. ROSENBERG, Untersuchungeu über die Entwickelung der Teleosteer-Niere. *Diss. inaug.* Dorp. 1867.

† J. OELLACHER, l. c.

§ A. GÖTTE, Entwickelungsgeschichte der Unke, p. 826.

** T. M. BALFOUR, l. c.

ved from the somatic layer of the mesoblast. From this knob there grows backwards a solid rod of cells, which kups in very close contact with the epiblast and is the commencement of the segmental duct."

Wenn für dic Bildung des Urnierenganges bei den übrigen Abtheilungen der Wirbelthiere die Angaben der verschiedenen Autoren noch nicht in jeder Beziehung einstimmig sind, so kommen sie doch in der Hauptsache darin mit einander überein, dass bei allen der Urnierengang ein Product des Mesoderms und zwar der Somatopleurenplatte desselben ist.

---

Nachdem wir also in grossen und allgemeinen Zügen die Leistungen der Keimblätter betrachtet haben, müssen wir jetzt noch einen Augenblick beim Wachsthum am hinteren Ende des Embryo stillstehen. Das Schwanzende prominirt als rundlicher Knopf und besteht durchaus aus indifferenten Zellen, und ein solcher Endhügel, an dem noch keine Differenzirung stattgefunden hat erhält sich nicht allein während der Dotterumwachsung, sondern auch bei dem ferneren Längenwachsthum. Diesen Endhügel hat OELLACHER als „Schwanzknospe", HIS als „Randknospe", KUPFFER als „Endknospe", BALFOUR als „caudal prominence" bezeichnet. Es scheint nun, dass an diesem Endhügel, den ich mit KUPFFER als Endknospe bezeichnen werde, die indifferenten Zellen sich nicht erst in Keimblätter sondern und aus so gesonderten Keimblättern die verschiedenen Organanlagen hervorgehen lassen, sondern dass der Process der Keimblätterbildung hier übersprungen wird und dass die im vorderen Theil des Embryo aus deutlich differenzirten Keimblättern angelegten Organe bei ihrem weiteren Wachsthum am hinteren Embryonalende unmittelbar aus den indifferenten Zellen der Endknospe sich herausbilden. Betrachten wir zuerst die Chorda. Wir haben gesehen, dass sie aus dem unteren Keimblatte ihren Ursprung nimmt und als ein rein entodermales Product von hinten nach vorne zu fortwächst. Den Punkt, wo sie sich anzulegen anfängt genauer zu bestimmen, vermag ich für den Augenblick nicht, indem mir die dazu erforderlichen Stadien fehlen, doch kommt es mir höchst wahrscheinlich vor, dass diese Stelle mit dem terminalen Ende des Ektodermkeils zusammenfällt. Bei älteren Embryonen, sowohl bei solchen bei denen sich der Schwanz noch nicht abgefaltet hat, als bei denjenigen bei welchen dies schon stattgefunden hat, habe ich indessen den Wachsthumsprocess nach hinten etwas genauer zu studiren versucht. Taf. IV, Fig. 7 stellt einen Theil eines senkrechten Längsschnittes vor, der gerade durch die Axe geht und einem Embryo mit 24—26 Urwirbeln entnommen ist. Vorn ist die Chorda scharf

und deutlich von dem Entoderm getrennt, ähnliches gilt von Chorda und Centralnervensystem. Verfolgt man nun die Chorda nach hinten, so bemerkt man, dass die Grenze zwischen ihr und dem Entoderm immer undeutlicher wird und endlich beide zusammenfliessen.

Je mehr man nach hinten kommt, um so mehr verlieren die Chordazellen ihren eigenthümlichen Character. Während also Chorda und Entoderm am hinteren Embryonalende schon sehr frühzeitig verschmelzen, oder besser gesagt, die Chorda nach vorn zu noch eine ziemliche Strecke weit in continuirlichem Zusammenhang mit dem Entoderm bleibt, sieht man dagegen, dass die Grenze zwischen Chorda und Ektoderm (Centralnervensystem) sich viel weiter nach hinten fortsetzt. Erst dann, wenn die Chorda schon so vollständig mit dem Entoderm verschmolzen ist, dass beide nicht mehr von einander zu unterscheiden sind, wird auch die Grenze zwischen ihr und dem Centralnervensystem undeutlicher, um endlich vollständig zu verschwinden, was aber erst völlig in der Endknospe stattfindet. Dabei zeigt dann die Chorda dieselbe Eigenthümlichkeit, wodurch sie sich auch in ihrer Anlage nach vorn zu auszeichnet, dass sie anfangs nämlich viel dicker, breiter und grösser, als später der Fall ist. Die Chorda ist also ein Product des Entoderms, ihre Bildung fängt am hinteren Theil des Embryo an und ihre Entwickelung schreitet allmählich nach vorn zu fort; dabei bleibt dann die Chorda noch eine Zeit lang mit dem Entoderm in continuirlichem Zusammenhang und schnürt sich erst später vollständig vom unteren Keimblatt ab. Bei der Forelle beginnt aber die Entwickelung der Chorda schon lange bevor der Parablast bis zum Aequator umwachsen ist.

Indem nun die Chorda nach vorn zu immer weiter sich anzulegen anfängt, strebt das hintere Ende des Embryo immer mehr den, dem Keimpol gegenüberliegenden Pol zu erreichen, und derselbe wird, wie wir wissen, nach hinten von der Endknospe begrenzt. Hand in Hand damit wächst auch die mit dem unteren Keimblatt in ihrer Anlage continuirlich zusammenhängende Chorda nach hinten und auch hier schnürt sie sich erst später vom Entoderm ab. In bestimmten Entwickelungsstadien findet man also im vorderen Theil des Embryo noch keine Chorda, dann fängt ein Theil an, wo die Chorda in ihrer Anlage begriffen mit dem Entoderm zusammenhängt, darauf ein Theil, in welchem die Chorda sich schon vollständig vom Entoderm abgeschnürt hat, dann wieder ein Theil, in welchem die Chorda auf's neue mit dem unteren Keimblatte wieder continuirlich zusammenhängt und dieser führt dann allmählich in die Endknospe über, die nur noch aus indifferenten Zellen besteht.

Während also im vorderen Theil des Embryo die Keimblätter scharf von einander gesondert sind, während sich hier nachweisen lässt, dass die Chorda

durch Proliferation der Zellen des Entoderms entsteht, und vorher das Ektoderm (Centralnervensystem) unmittelbar oberhalb des einschichtigen Entoderms lag, sieht man dagegen, dass am hinteren Ende des Embryo die Keimblätter sich nicht erst sondern, dass nicht erst das Ektoderm unmittelbar über dem einschichtigen Entoderm liegt, sondern dass der proliferirende Entodermstrang, aus welchem später die Chorda sich abgliedert, unmittelbar nach hinten gleich weiter wächst und je mehr man nach hinten kommt um so weniger durch deutliche Grenze von Ektoderm und Mesoderm gesondert ist, bis schliesslich in der Endknospe jede Scheidung fehlt und man hier nur einen Haufen indifferenter Zellen antrifft.

Hat sich die Chorda von dem unteren Keimblatt gelöst, dann bildet sich hier nachher, auf die oben beschriebene Weise, durch Abfaltung der Darm, aber diese Art der Darmbildung dauert nur so lange, als das Schwanzende des Embryo noch nicht abgefaltet ist. Ist einmal dies Stadium erreicht, dann tritt auch für den Darm ein etwas anderer Entwickelungsmodus ein, indem dann das Lumen des Darmrohrs in einen anfangs soliden Strang weiter wächst (unteren Theil der Endknospe), dabei gruppiren sich dann die Zellen des Darmrohrs bald in einschichtiger Lage und die Rückenwand des so gebildeten Darmrohrs bleibt noch eine Zeit lang mit der Anlage der Chorda in continuirlichem Zusammenhang (vergl. Taf. IV, Fig. 4).

Schon eine Strecke weit vor der Endknospe hören die Urwirbel auf, das Mesoderm bildet hier jederseits der mit dem Entoderm zusammenhängenden Chorda ein scharf von Entoderm und Ektoderm getrenntes, dickes Zellenblatt, je mehr man nach hinten kommt, um so weniger scharf werden die eben genannten Grenzen, zuerst fliessen die Seitenflächen der Chorda mit dem unteren Theil der Mesodermstränge zusammen, dann verwachsen allmählich die Seitenflächen des soliden Nervensystemes mit dem oberen Theil der Mesodermstränge und endlich findet man nur einen Haufen indifferenter Zellen, was, wie wir wissen, in der Endknospe der Fall ist. Nur die Grundschicht (inclusive Deckschicht natürlich) bleibt an den lateralen Flächen des hinteren Embryonalendes am längsten von den Mesodermsträngen getrennt, während eine vollständige Verschmelzung mit der oberen Fläche des Centralnervensystems schon viel früher eintritt, aber auch dies hört schliesslich auf. Es wiederholen sich also hier ungefähr ähnliche Erscheinungen, wie ich dies für das hintere Ende bei Vogelembryonen beschrieben habe *, und auch hier unterscheiden sich die Zellen der Grundschicht am hinteren Ende des Embryo,

* C. K. Hoffmann, Ueber die Entwickelungsgeschichte der Chorda dorsalis.

durch ihre eigenthümliche hohe Gestalt, was man auch in der Hornschicht bei Embryonen von Vögeln und Reptilien in ähnlicher Weise antrifft.

---

Bevor wir das Kapitel über die Leistungen der Keimblätter verlassen, müssen wir erst noch von zwei Organen etwas mittheilen, und zwar von der Allantoisblase und von der Anlage des Herzens. Ueber die erstere kann ich für den Augenblick nur sehr wenig mittheilen. Bekanntlich wurde dieselbe zuerst von KUPFFER * beschrieben und als solche bezeichnet. Spätere Beobachter haben ihre Existenz theils wieder angezweifelt, theils direct geleugnet, letzteres z. B. geschah von ROSENBERG †. Die Blase ist nach KUPPFER gut wahrzunehmen an den Eiern von Gasterosteus aculeatus, Spinachia vulgaris, Clupea harengus, Esox lucius, Perca fluviatilis, Acerina cernua, Cyprinus brama, weniger deutlich bei den Gobius-Arten. VAN BAMBEKE § bestätigt ihr Vorkommen bei Leuciscus rutilus. Ich selbst fand dieselbe beim Hering und Hecht, bei Scorpaena, Julis, Crenilabrus, Heliasis, Fierasfer, Blennius, mehreren Gobius-Arten und bei zahlreichen anderen Knochenfischembryonen, die im Golfe von Neapel und bei Messina pelagisch gefischt wurden, die ich aber nicht näher determiniren konnte. Ihre Existenz steht also, wie ich glaube, wohl ausser Zweifel. Ihre Anlage und Rückbildung habe ich bis jetzt noch nicht weiter studirt, so dass ich auch über ihre Bedeutung nichts zu sagen im Stande bin. Obgleich ich durchaus nicht zweifle, dass sie auch bei der Forelle vorkommt, habe ich dies indessen noch nicht untersucht, finde jedoch bei KUPFFER ** angegeben, dass J. MEYER (der praktische Fischzüchter) sehr bestimmt die Blase an einem Lachs-Embryo zeichnet. Auch HENNEGUY †† bestätigt ihr Vorkommen bei Spinachia, und von der Forelle sagt er: „Sur des oeufs de Truite dont le blastoderm avait recouvert un peu plus de la moitié du globe vitellin j'ai trouvé à la partie postérieure de l'embryon, au-dessus du point où s'arrête la corde

---

* KUPFFER, Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtssystems. 3. Die Allantois der Knochenfische; in: *Archiv für microsk. Anatom.*, Bd. II, p. 473, 1866.

† ROSENBERG, l. c.

§ VAN BAMBEKE, l. c.

** KUPFFER, l. c. (Entw. des Herings).

†† L. T. HENNEGUY, Note sur quelques faits relatifs aux premiers phénomènes du développement des poissons osseux; in: *Extrait du Bull. de la Société philomatique de Paris.* 1880.

dorsale, une petite vesicule tapissée par des cellules cylindriques. Cette vesicule me paraît être identique à celle que Kupffer a décrite sous le nom d'allantoïde chez l'Epinoche." Genauere Angaben über die Anlage und Entwickelung dieser höchst eigenthümlichen Blase hoffe ich später zu geben.

---

Etwas mehr kann ich über die Entwickelung des Herzens mittheilen. Für den Augenblick beschränke ich mich auch hier wieder nur auf die erste Entwickelung desselben. Die erste Anlage des Herzens besteht in der Bildung eines Endothelium, welches ein Product des Entoderms ist. Sobald nämlich die Splanchnopleuren unterhalb des schon gebildeten und abgefalteten Kopfdarmes einander in der Mittellinie fast erreicht haben, fängt die Bildung des Herzendothelium an. Man bemerkt nämlich, dass in diesem Stadium der Entwickelung zwischen den beiden Splanchnopleuren ein Haufen Zellen entsteht, die in Form und Gestalt so vollständig denen des Entoderms des Nahrungsdotters gleichen und mit diesen zum Theil auch noch in einer so innigen Berührung sind, dass es nach meiner Meinung wohl nicht zweifelhaft ist, dass dieselben durch Proliferation der hier gelegenen Zellen des Entoderms des Parablastes entstanden sind, besonders auch da die cylindrischen Zellen der Splanchnopleuren überall scharf begrenzt sind und nirgends eine Spur von Zusammenhang mit diesen Endothelzellen zeigen (vergl. Taf. II, Fig. 9).

In einem nur etwas spätern Entwickelungsstadium gruppiren sich diese Endothelzellen zu einer Art Röhre oder plattgedrückten, schlauchförmigen Canal (Taf. III, Fig. 4), dessen Lumen bald an Grösse zunimmt. Indem nun besonders der Breitedurchmesser dieser Röhre wächst und gleichzeitig auch die Splanchnopleuren beiderseits immer mehr sich in der Mittellinie zu vereinigen suchen, müssen natürlich die Seitenränder dieser Endothelröhre die Splanchnopleure jederseits vor sich einstülpen (Taf. IV, Fig. 6) und so wird dieselbe allmählich von der Splanchnopleure jederseits umlagert. Wie gesagt, wachsen die Splanchnopleuren aber immer mehr nach einander zu, erreichen schliesslich einander, um dann mit einander zu verschmelzen. Ist dies Stadium erreicht, so ist zu gleicher Zeit natürlich auch das Endothelialrohr vollständig von den Splanchnopleuren umwachsen und dieser von den Splanchnopleuren herstammende Ueberzug bildet das Myocardium. Das Herz besteht also aus zwei Schichten, einer äusseren oder der späteren musculösen Herzwand, welche von den Splanchnopleuren des Mesoderms herrührt und einer inneren Schicht, der endothelialen Bekleidung, die von dem Entoderm des Parablast stammt. Dasselbe liegt, wie wohl nicht wei-

*

ter erörtert zu werden braucht, in der durch die Verschmelzung des linken und rechten secundären Coeloms entstandenen unpaarigen Leibeshöhle, die man hier als Pericardialhöhle bezeichnen kann. Kaum aber ist dies Stadium erreicht, so verschwindet, die Pericardialhöhle, d. h. der vordere Theil des secundären unpaarigen Coeloms, indem sich die Zellen, welche die in Rede stehende Höhle begrenzen einander und dem jetzt gebildeten Herzen unmittelbar anzulegen anfangen. Erst in einem viel späteren Entwickelungsstadium wird die Pericardialhöhle wieder deutlich sichtbar.

---

Eng verknüpft mit der Frage über die erste Anlage des Herzens ist die über die Entstehung des Blutes. Die Beantwortung derselben ist, wie Kölliker sagt, eine der schwierigsten der ganzen Embryologie, und auch ich mache in keinem Falle Anspruch darauf, dieselbe gelöst zu haben. Die Knochenfische sind indessen in Beziehung zu diesem schwierigen Thema von sehr grosser Bedeutung.

Allererst glaube ich, darf man wohl fragen, spielen die freien Kerne des Parablast bei der Blutbildung eine Rolle oder nicht? Denn liesse sich wirklich nachweisen, dass dieselben die Ursprungsstätte der Blutkörperchen wären, dann würde dadurch ein höchst merkwürdiges Licht auf die Blutbildung geworfen, indem dann gleichzeitig mit der Theilung der Eizelle in Archiblast und Parablast, in Bildungsdotter und Nahrungsdotter, das erste Blutkörperchen geboren würde. Mit vollkommener Bestimmtheit zu sagen, dass die freien Kerne des Parablast sich durchaus nicht an der Blutbildung betheiligen, wage ich nicht, es sprechen aber alle Beobachtungen und alle theoretischen Gründe dagegen und keine da für. Sehen wir erst wie die freien Kerne des Parablast bei der weiteren Entwickelung des Embryo sich verhalten. Dass sie nicht an der Bildung der Keimblätter sich betheiligen, dass aus ihnen nicht das Entoderm entsteht, wie dies von Kupffer u. A. angegeben ist, haben wir schon früher gesehen. Auch dann, wenn das Entoderm sich schon deutlich als eigenes Blatt abgesondert und der Darm sich schon vollständig gebildet hat, trifft man immer noch die freien Kerne in sehr grosser Zahl, besonders unterhalb der Embryonalanlage resp. des Embryo an. Am zahlreichsten und dichtesten zusammengehäuft liegen sie unter der Endknospe, dort also wo fortwährend eine sehr rege Zellenbildung stattfindet, sie sind wie in früheren Entwickelungsstadien durch ihre eigenthümliche Form und ausserordentliche Grösse auffallend zu unterscheiden. Hat sich das Herz gebildet, fängt es zu pulsiren an, und zeigen sich schon die ersten Blutkörperchen im Kreislauf, so bemerkt man auch nicht die geringsten Veränderungen an diesen freien Kernen, weder was ihre Anzahl, noch was ihre Grösse betrifft.

Uebergangsstadien, welche man doch antreffen müsste, wenn sich aus denselben die Blutkörperchen bildeten, habe ich nie gesehen, und doch müsste es nicht schwierig sein dieselben zu finden, falls wirklich die freien Kerne in die Blutkörperchen sich umbildeten, besonders wenn man bedenkt, dass die letzteren, verglichen mit der beträchtlichen Grösse der freien Kerne des Nahrungsdotters, sehr klein sind. Bei ausgeschlüpften Forellen-Embryonen, bei welchen bekanntlich die Blutkörperchen schon in sehr grosser Zahl vorhanden sind, trifft man immer noch die freien Kerne im Nahrungsdotter an, und so weit es erlaubt ist, aus einer Schätzung auf ihre Anzahl zu schliessen, scheint dieselbe nicht vermindert.

Das endliche Schicksal der freien Kerne habe ich noch nicht studirt, sodass ich darüber noch nichts mittheilen kann. Aus dem oben mitgetheilten geht aber hervor, es spreche nichts zu Gunsten der Annahme, dass die freien Kerne des Nahrungsdotters die Bildungsstätte der Blutkörperchen sind, oder dass die Blutkörperchen sich aus denselben entwickeln. Aber es sind mehrere Gründe, welche gegen eine solche Annahme sprechen.

In seiner Entwickelungsgeschichte des Herings theilt KUPFFER die sehr interessante Beobachtung mit, dass bei jungen Heringen, auch nachdem der Dotter vollständig resorbirt war, keine Spur von Blutkörperchen, d. h. weder gefärbte, noch farblose Körperchen sich in dem wasserklaren Serum fanden.

In der zoologischen Station in Neapel habe ich ebenfalls mehrere Male Embryonen von Scorpaena, Julis und Fierasfer gezüchtet, bis zu dem Stadium, in welchem der Nahrungsdotter fast vollständig verschwunden war, ohne dass sich auch hier eine Spur von Blutkörperchen nachweisen liess; es gelang mir aber nicht, dieselben so lange am Leben zu erhalten, bis der Nahrungsdotter vollständig aufgezehrt war, so dass für diese wichtige Frage die Mittheilungen von KUPFFER von viel grösserem Gewicht als die meinigen sind. Wenn man nun weiter bedenkt, dass Amphioxus und die Säugethiere keinen Nahrungsdotter haben, dass also hier die Bildung des Blutes auf einer ganz anderen Weise als bei den mit einem Nahrungsdotter versehenen Vögeln, Reptilien, Knorpel- und Knochenfischen vor sich gehen muss, um für den Augenblick die Amphibien, Ganoiden und Cyclostomen ausser Acht zu lassen, dann glaube ich, wie gesagt, dass auch nicht ein Grund zu Gunsten der Annahme anzuführen ist, dass die Blutkörperchen sich aus den freien Kernen des Parablast entwickeln, sondern dass wohl das Gegentheil daraus hervorgeht.

Welchen Werth haben dann, darf man fragen, die freien Kerne des Nahrungsdotters, welche ist ihre physiologische, welche ihre morphologische Bedeutung? Ueber die erstere kann ich nur das wiederholen, was ich darüber schon früher

gesagt habe, das nämlich höchstwahrscheinlich die an diesen freien Kernen so überaus reiche Protoplasmaschicht des Nahrungsdotters als die Werkstätte zu betrachten ist, welche die Bestandtheile des Nahrungsdotters, des Parablast, assimilirt, um sie den Zellen des Archiblast, des Bildungsdotters und dem aus ihm entwickelten Embryo in einer für die Ernährung geeigneteren Form zu übermitteln. Die morphologische Bedeutung scheint mir einfach diese zu sein: bei den Knochenfischen ist in dem Nahrungsdotter die Zelltheilung weggefallen, es ist einfach zu Kerntheilung gekommen, anstatt dass der Nahrungsdotter sich in eine grosse Zahl kleinerer Zellen getheilt hat, wird er einfach in *eine grosse, vielkernige Zelle* umgewandelt. Zur Stütze dieser Ansicht brauche ich einfach an die Entwickelungsgeschichte von Lepidosteus zu erinnern, von welcher Balfour und Parker * sagen: „The Segmentation is complete, though very unequal, the lower pole being very slightly divided into segments, and its constituent parts subsequently fusing together to form an unsegmented mass of yolk, like the yolk-mass of Teleostei."

---

Wenn also die freien Kerne von der Blutbildung ausgeschlossen sind, woher stammen die Blutkörperchen dann? Auf dieser Frage glaube ich nun folgende Antwort gehen zu können: die Blutzellen entstehen aus dem Endothelium des Herzens. Man findet nämlich, dass in dem Entwickelungsstadium, in welchem sich die ersten Blutkörperchen im Kreislauf zeigen, die Wände des Endothelrohrs nicht mehr wie in einem früheren Entwickelungsstadium scharf begrenzt sind, sondern man sieht die abgeplatteten, im Querschnitt stark spindelförmig erscheinenden Endothelzellen nach dem Lumen des Herzens zu, Sprossen treiben, welche allmählig, nachdem sie eine runde Gestalt angenommen haben, abgeschnürt werden, in die Herzhöhle gelangen und so die ersten Blutzellen bilden (Taf. III, Fig. 6). Demnach sind also die ersten Blutzellen nichts anderes als Theilungsproducte der Endothelzellen. In einem wieder etwas spätern Entwickelungsstadium, wenn im Kreislauf schon eine grosse Anzahl von Blutkörperchen vorhanden sind, findet man die endotheliale Auskleidung des Herzens wieder vollkommen glatt.

---

Was von den früheren Autoren über die Anlage und Entwickelung des Herzens mitgetheilt ist, können wir mit Stillschweigen überegehen. Erst nach-

* F. M. Balfour and W. N. Parker. On the Structure and Development of Lepidosteus. *Proc. royal Society* N. 217. 1881.

dem wir eine genauere Kenntniss der Keimblätter bei den Knochenfischen besitzen, liessen sich auch über die Bildung des Herzens, wohl einen der schwierigsten Theile in der Entwickelungsgeschichte der Knochenfische, präcisere Angaben erwarten. Auch ist es nur mittelst der Querschnittmethode möglich, dass man über diesen schwierigen Punkt Klarheit schaffen kann. Ich habe demnach nur zwei Autoren zu erwähnen, nämlich OELLACHER * und KUPFFER †. Der erstgenannte sagt über die Entwickelung des Herzens bei der Bachforelle folgendes: „Im Bereiche des Kopfendes der Chorda tritt unter dem Darm eine breite Masse polygonaler Zellen auf. Diese Zellmasse erfüllt den Raum zwischen Darm und Dotter einerseits und zwischen den medialen Umbeugungsstellen der linken und rechten oberen in die betreffenden unteren Pericardialplatten anderseits, sie stellt die solide Anlage des Herzens dar. Nach unten convex gegen den Dotter vorspringend, wird sie oben von der unteren convexen Fläche des Darmes eingedrückt und stellt also eine convex-concave Masse dar. Nach aussen setzt sich diese Zellmasse unter der unteren Pericardialplatte in einfacher Lage auf dem Dotter fort, erreicht aber mit ihrem peripheren Ende die Mitte dieser Platte nicht." OELLACHER hält es für das wahrscheinlichste, dass jene Zellmasse aus den Kopfplatten herausgewachsen sei und zwar von vorn aussen und oben nach hinten, unten und innen. Anfangs reichen nach ihm die Pericardialplatten nur unmittelbar vor dem Herzen bis fast ganz an die Medianebene, in wenig spätern Stadien sollen dann nach ihm die Pericardialplatten der linken und rechten Seite an dieser Stelle mit einander verschmelzen, sodass die beiden seitlichen Höhlen hier unter einander communiciren. Hierbei erhält aber auch die vordere Fläche der Herzmasse einen vollständigen Ueberzug von den Pericardialplatten, der sich nach vorn zu oben auf die untere Fläche des Darmdrüsenblattes, unten auf den Dotter fortsetzt. Die Verschmelzung der Pericardialplatten in der Mittellinie schreitet dann nach OELLACHER's Mittheilungen immer weiter fort, sodass die paarigen Höhlen vor dem Herzen in immer grösserer Ausdehnung in einander fliessen und eine unpaarige Höhle bilden. Schliesslich stellt nach ihm die Pericardialhöhle auch in ihrem hinteren Abschnitte eine unpaarige Höhle dar und die Herzmasse hat daher jetzt auch hinten einen Ueberzug von der Pericardialplatte. Nachdem das Herz seine solide Anlage erhalten hat, geht in ihr eine Lockerung der Zellen vor sich, von der jedoch der peripherische Theil derselben nicht berührt wird. Die peripherischen Zellen bleiben oben an der unteren Darmwand haften.

* OELLACHER, l. c.

† KUPFFER, l. c. (Entw. des Herings).

Endlich bleibt noch eine Schicht von Zellen der primitiven Herzanlage nach OELLACHER's Mittheilung auf dem Dotter liegen, stösst links und rechts an die Bekleidungsschicht der Umbiegungsstellen der Pericardialplatten und setzt sich unterhalb der letzteren auf dem Dotter eine kleine Strecke weit fort."

Wenn ich mich auch in mancher Beziehung OELLACHER nicht anschliessen kann, wie aus dem oben Mitgetheilten genügend hervorgeht, so sind seine Angaben doch viel mehr der Wahrheit getreu als die Mittheilungen von KUPFFER. „Nach dem, so sagt KUPFFER, was ich vom Ei des Hechtes und Herings sehe und nachträglich auch beim Stichling erkannt habe, vollzieht sich die Bildung des Herzens ganz übereinstimmend mit der beim Kaninchen, nach HENSEN's schönen Beobachtungen. Man könnte seine Fig. 3 (der Taf. I, *Archiv f. Ohrenh.*, Bd. VI) geradezu für den Hecht substituiren, wenn man die Herzanlagen näher an den Stamm des Embryo heranrückt und die seitlichen Ausstülpungen der Vorderdarmanlage verkürzt.

Für die ersten Anfänge lässt sich nichts erreichen bei Untersuchung eines Eies in Profillage des Embryo. Dagegen sieht man die Hauptsache ganz gut, wenn man genügend durchsichtige Fischeier so wendet, dass der Embryo oben liegt und die Partie des Rumpfes gleich hinter der Gehörblase in die Axe des Mikroskop's fällt. Das erste ist die Bildung der Pericardialhöhlen, durch Spaltung im Mesoderm. Indem diese Hohlräume Flüssigkeit aufnehmen, erscheinen sie sehr deutlich jederseits vom Rumpf als zwei helle Felder von rechteckiger Begrenzung. Die beiden Wände dieser Räume (Haut- und Darmfaserplatte) benennt man zweckmässig mit OELLACHER als obere und untere Pericardialplatte. In wenigen Stunden sieht man dann innerhalb dieser Pericardialhöhlen zwei erst engere, dann sich erweiternde Schläuche entstehen, deren hintere Enden bis hinter das Gehörbläschen und hart an den vordersten Urwirbel reichen, während die vorderen Enden sich in der Gegend der Grenze von Mittel- und Hinterhirn unter den Embryo schieben. Beide Schläuche convergiren also gleich anfänglich nach vorn. Man kann deutlich bemerken, dass jeder Schlauch eine nach oben geschlossene, nach unten und medialwärts offene Rinne ist, entstanden durch Einstülpung der beträchtlich verdickten unteren Pericardialplatte nach oben, in die Pericardialhöhle hinein. Dieser eingestülpte Theil der Platte, das Muskelrohr des Herzens, enthält innerhalb der Lichtung eine zweite viel dünnere, die erstere zunächst nicht tangirende Einstülpung, das Endothelrohr.

In das letztere, das wie das erstere zunächst nach unten und medialwärts offen ist, sieht man Zellen einwandern, die durch Fäden unter einander zusammenhängen. Man kann die Fortbewegung derselben verfolgen. Es sind dies nicht etwa Blutzellen. Zur Erläuterung des Mitgetheilten verweist KUPFFER.

dann nach einer Zeichnung, welche einen Schnitt eines Hechtembryo aus dem 11. Tage vorstellt, und durchaus, wie er sagt, die Anschauung bestätigt, welche er sich aus der unmittelbaren Beobachtung von Embryonen in situ gebildet hat, und mit genügender Sicherheit anzunehmen gestattet, dass die Aneinanderlagerung und der Verschluss beider rinnenförmigen Schläuche sich nach der Weise vollziehen wird, die wir jetzt vom Kaninchen kennen.

Die ganze Beschreibung, welche KUPFFER von der Bildung des Herzens giebt, so wie seine beigefügte Abbildung des Hechtembryo, haben aber mit der wirklichen Anlage des Herzens nichts zu thun, sondern stellen uns einfach die Anlage des embryonalen Spritzloches vor, deren Bedeutung aber KUPFFER verkannt hat. Welche Bedeutung die Schichten haben, die KUPFFER mit *en*, *ed* und *up* bezeichnet, weiss ich nicht, aber es ist meiner Meinung nach wohl nicht zweifelhaft, dass die von hohen Cylinderzellen gebildete paarige Ausstülpung *ms*, die paarige Anlage des embryonalen Spiraculum vorstellt.

Das Herz wird nicht, wie KUPFFER angiebt, bei den Knochenfischen paarig angelegt, sondern wohl wie bei den Selachiern unpaarig; es bildet sich erst dann, wenn der Kopfdarm sich schon vollständig abgeschnürt hat, und nicht, wie aus KUPFFER's Abbildung hervorgeht, wenn von einer Darmanlage noch keine Spur vorhanden ist.

---

Vergleichen wir die Anlage des Herzens bei den Knochenfischen mit der bei den Knorpelfischen, so finden wir auch hier wieder vollkommene Uebereinstimmung, wie aus BALFOUR's Untersuchungen hervorgeht. Das Herz wird einfach angelegt, bei den Plagiostomen, wie wir durch BALFOUR * wissen, bei den Ganoiden, wie aus SALENSKY's † Mittheilungen sich ergiebt, bei den Knochenfischen, wie aus OELLACHER's § Untersuchungen, so wie aus den meinigen hervorgeht und ähnliches hat GÖTTE ** für die Amphibien angegeben. Dagegen liegen noch keine genaueren Angaben über die Bildung des Herzens bei den Cyclostomen vor. — Wie sich die Reptilien in dieser Beziehung verhalten, wissen wir noch nicht. Bei den Vögeln und Säugethieren dagegen wird das Herz doppelt angelegt, wie

* F. M. BALFOUR, Developm. of Elasmob. Fishes, 1878 und A. Treatise of Comparat. Embryol. 1880.

† SALENSKY, Recherches sur le développement du Sterlet (Acipenser ruthenus); in: *Archiv de Biologie.* T. II, p. 233. 1881.

§ J. OELLACHER, l. c. (*Zeitschrift f. wiss. Zool.* Bd. XXIII).

** A. GÖTTE, Entwickelungsgeschichte der Unke. 1875.

die Untersuchungen von GASSER *, GÖTTE †, HENSEN § und KÖLLIKER ** gelehrt haben. Bei den Amnioten wird das Herz angelegt, nachdem der Kopfdarm sich schon abgefaltet hat, bei den Anamnia noch bevor sich derselbe zu bilden anfängt, wenigstens gilt dies für die Vögel und die Säugethiere, für die Reptilien liegen noch keine Angaben vor.

---

Weniger bestimmt als die Mittheilungen der verschiedenen Autoren über die Anlage des Herzens selbst sind die über die Bildung des Endothel desselben. Bei den Plagiostomen sagt BALFOUR von demselben: „the cavity of the heart is circumscribed by a more or less complete epithelioid (endothelial) layer of flattened cells, connected with the splanchnic wall of the heart by protoplasmatic processes. The origin of this lining layer I could not certainly determine, but its connection with the splanchnic mesoblast suggests that it is probably a derivative of this." Und an derselben Stelle sagt er vom Huhn: „From observations on the development of heart in the Fowl, I have been able to satisfy myself, that the epithelioid lining of the heart is derived from the splanchnic mesoblast. Wenn the cavity of the heart is being formed by the separation of the splanchnic mesoblast from the hypoblast, a layer of the former remains in close to the hypoblast, but connected with the main mass of the splanchnic mesoblast by protoplasmatic processes." BALFOUR neigt sich also mehr zu der Meinung hin, dass das Endothel des Herzens ein Product des Mesoderms ist.

Dagegen scheint GÖTTE, wenn ich ihn wohl verstehe, bei der Unke das Endothel vom unteren Keimblatt abzuleiten, denn er sagt: „die eigentliche Herzhöhle ist in der Lücke zu suchen, welche zwischen dem sich hebenden Darmblattboden der Schlundhöhle und der von den Kiemenbögen gleichsam herabhängenden Seitenplatte, genauer gesagt deren Visceralblatte entsteht. Während diese beiden Blätter auseinanderweichen, löst sich eine lockere, nicht zusammenhängende Schicht vom Darmblatte ab, um vielleicht in Verbindung mit einigen vom Visceralblatte stammenden Bildungszellen eine zarte, zunächst blos untere und

---

* E. GASSER, Ueber die Entstehung des Herzens beim Huhn; in: *Archiv f. mikrosk. Anatomie* Bd. XIV, p. 459. 1877.

† A. GÖTTE, l. c.

§ v. HENSEN, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. *Zeitschrift für Anat. und Entwicklg.* Bd. I, p. 1876.

** A. KÖLLIKER, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Thiere. 1879. Aufl.

seitliche Auskleidung der primitiven Herzhöhle zu bilden. Aehnliches gilt auch von HENSEN's Mittheilung über die Anlage der Herzens beim Kaninchen, wenn er sagt: „in dem sonst ungetheilten Mesoblast sieht man eine Spalte, welche offenbar zum Coelom gehörig, die erste Spur des Pericardialraumes ist. Darunter liegen ein Paar Zellen des Gefässblattes, welche das Endothel des Herzens bestimmt sind. Sehr bald erweitert sich die (primitive) Pericardialhöhle und darauf gestalten sich die darunter liegenden Endothelien zu einem Canal mit im Durchschnitt runder Oeffnung." Bei GASSER und KÖLLIKER finde ich über die Anlage der endothelialen Auskleidungsmembran des Herzens keine bestimmten Angaben, ob dieselbe ein Product des Mesoderms oder des Entoderms ist.

---

Ueber die Mittheilungen der älteren Autoren wie K. E. VON BAER, LEREBOUILLET, VOGT und AUBERT, in Beziehung zu der Frage, wie die ersten Blutkörperchen entstehen, werde ich nicht näher eingehen, sondern fange mit KUPFFER * an. KUPFFER hat die Blutbildung an Eiern von Gasterosteus und Spinachia genauer studirt, doch hatten wir in der Zeit, aus welcher seine Untersuchungen herrühren, noch keine klare Vorstellung über die Bildung der Keimblätter bei den Knochenfischen.

In einer schon von AUBERT † angegebenen Zeit sah KUPFFER die bereits von dem ebengenannten Forscher beschriebenen, kleinen, runden, stark lichtbrechenden kernähnlichen Körperchen auftreten, aus denen, wie er bestätigt, sowohl die Blutkörperchen als auch die Pigmentzellen der Haut entstehen. Am Anfang, sagt er, sind sie ganz gleichmässig und dann fangen die einen an, kleine Spitzen zu treiben, platten sich dabei etwas ab, werden allmählich sternförmig, verlieren den Glanz, lassen ihre Kerne dann hervortreten und entwickeln noch vor dem Ausschlüpfen Pigment. Die anderen bewahren ihre erste Beschaffenheit, bis sie in Circulation gesetzt werden. Dann beginnt allmählich die Röthung, die Gestaltveränderung, wodurch sie sich den entwickelten nähern, tritt nicht gleichzeitig, sondern später ein. Bei Gasterosteus und Spinachia liegen die beiderlei Gebilde (Blutzellen und Pigmentzellen) zwischen dem mittleren und dem dritten Blatte auf beiden Dotterhälften, die Vermehrung erfolgt dann lebhafter auf der rechten. Nach dem Schluss des Dotterloches verschwindet der Kranz besonderer Zellen, den der Keimsaum bis zuletzt um das Dotterloch ge-

---

* KUPFFER, l. c. (*Archiv f. mikrosk. Anat.* Bd. IV).

† AUBERT.

bildet hat und zwar zum Theil durch Momente, die wir hier nicht weiter zu besprechen haben, zum Theil aber auch durch Zerstreuung. Dasselbe gilt von dem den Embryo umgebenden Embryonalsaume. Von dem letztern lagert sich nähmlich eine tiefere Lage zwischen dem mittleren Keimblatte und dem dritten, um bald in dem zwischen beiden Blättern sich befindenden Raum sich zu zerstreuen. Später werden sie undeutlicher und stehen weiter von der Schlussstelle des Dotterloches ab als vorher. Hierbei erfolgt zugleich eine eigenthümliche Vermehrung, die namentlich bei Spinachia gut zu sehen ist, aber auch bei Gasterosteus wahrgenommen wurde und es sind nun die so zerstreuten und vermehrten Zellen, aus welchen, wie AUBERT bereits bemerkt, die Pigmentzellen und Blutkörperchen werden.

Die Mittheilung KUPFFER's, dass beim Hering-Embryo, auch nachdem der Dotter schon verschwunden ist, noch keine Blutkörperchen in der Circulation sich befinden, wurde schon erwähnt.

Nach GENSCH * bildet den Mutterboden für die Blutkörperchen der (Knochen-) Fische, die auf dem Dottersack entstehen, jene Schicht, die KUPFFER neuerdings als secundäres Entoderm bezeichnet (Zool. Anz. 1879), d. h. die tiefste, unmittelbar dem Dotter aufliegende Zellenschicht, aus welcher KUPFFER auch das Darmepithel der Fische hervorgehen lässt. Dies secundäre Entoderm bildet nach GENSCH hier auf dem Dottersack keine zusammenhängende epithelartige Schicht von Zellen, sondern eine granulirte Substanz, in welche grosse, plasmodienartige Zellen mit einem oder mehreren Kernen eingebettet sind. Diese Zellen von äusserst variabler Form hängen durch Ausläufer mit einander zusammen. Von diesen grossen, platten, eigenartigen Gebilden schnüren sich nach ihm die ersten Blutkörperchen ab, als bedeutend kleinere rundliche Gebilde. GENSCH lässt demnach die Blutkörperchen aus den freien Kernen des Parablast ihren Ursprung nehmen, denn es ist wohl nicht zweifelhaft, dass die von ihm beschriebenen grossen, plasmodienartigen Zellen den in Rede stehenden freien Kernen des Parablast entsprechen. Bei den Knorpelfischen lässt auch BALFOUR die Blutkörperchen aus den freien Kernen des Nahrungsdotters entstehen.

Eine sehr eingehende Arbeit über die Blutbildung bei den Vögeln verdanken wir DISSE †, welcher auch sehr ausführlich die auf diese Frage bezügliche Literatur behandelt. Das Resultat seiner Untersuchungen ist folgendes: „das

* H. GENSCH, Die Blutbildung auf dem Dottersack bei Knochenfischen. Vorl. Mitth; in: *Archiv für mikrosk. Anat.* Bd. XIX, p. 144. 1881.

† J. DISSE, Die Entstehung des Blutes und der ersten Gefässe m Hühnerei; in: *Archiv für mikrosk. Anat.* Bd. XVI, p. 545. 1879.

Blut entsteht weder aus Dotterelementen des Keimwalls, wie His will, noch aus Furchungszellen, die von der Keimhöhle her in den Keimwall eingewandert sind, wie Götte angegeben hat. Auch tritt nicht im Keimwall, sondern auf dem Keimwall, im peripherischen Theil des Mesoblasten die Blut-und Gefässbildung ein; es entstehen nur im mittleren Keimblatt, keineswegs unabhängig von demselben die Blutkörperchen und die ersten Gefässe."

Kölliker * behandelt in seinem prächtigen Handbuch ebenfalls sehr ausführlich die Blutbildung und die erste Gefässanlage beim Hühnerembryo. Die letzteren entstehen nach ihm als solide Stränge im Mesoderma der Area vasculosa. Die Blutzellen selbst entstehen in sogenannten Blutinseln, integrirenden Theilen der Gefässe, die man sich, wie er angiebt, am besten als verschiedenartiggestaltete, meist rundliche, länglichrunde oder strangförmige Verdickungen der Gefässwand denken kann. Anfangs ganz und gar aus denselben Zellen gebildet, wie die primitive Gefässwand, entwickelt sich bald eine Differenzirung in der Art, dass die Blutheerde da wo sie dem Gefässlumen zugewendet sind, etwas plattere Zellen erhalten, die den Endothelzellen der Gefässwand gleichen, während sie im Innern und sonst mehr aus runden Zellen bestehen. Die Bildung der Blutzellen selbst geht dann nach Kölliker in ungemein einfacher Weise vor sich. Anfangs den übrigen Zellen der Gefässanlagen ganz gleich, rund, kernhaltig, mit dunklen Körnchen, werden dieselben erst blasser und dann intensiver gefärbt, wobei sie nach und nach auch die Körnchen verlieren.

---

Aus dem Mitgetheilten ergiebt sich also, dass besonders über die Blutbildung die Ansichten der verschiedenen Autoren sehr weit auseinander gehen. Vielleicht werden wir auch hier mehr übereinstimmende Resultate erhalten, wenn wir erst über die Anlage der endothelialen Herzauskleidung bei den verschiedenen Wirbelthierabtheilungen genauere Einsicht gewonnen haben.

---

## VIII. Ueber die Anlage des peripherischen Nervensystems und der Sinnesorgane.

In diesem Kapitel werde ich nur die allererste Anlage des peripherischen Nervensystems und der Sinnesorgane besprechen, indem ich später eine ausführ-

* A. Kölliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. 1879.

lichere Beschreibung der Entwickelung der Sinnesorgane geben und auch versuchen werde, dasselbe für das peripherische Nervensystem zu thun.

Gehört schon die Untersuchung über die Anlage des peripherischen Nervensystems beim Wirbelthiere im Allgemeinen zu den schwierigen Problemen, so gilt dies besonders für die Knochenfische. Während bei den übrigen Wirbelthieren das Centralnervensystem durch Bildung einer Medullarfurche sich anlegt, deren aufsteigende Ränder allmählich mehr und mehr nach einander zuwachsen und so schliesslich den Halbcanal in eine vollständig geschlossene Röhre umbilden, welche sich dann von dem übrigbleibenden Theil des Ektoderms, den man als „Hornblatt" bezeichnen kann, trennt; haben wir dagegen bei den Knochenfischen gesehen, dass hier das Centralnervensystem sich solide anlegt und sich erst viel später von der Grundschicht der Oberhaut abzuschnüren anfängt.

Nachdem BALFOUR * zuerst nachgewiesen hat, dass bei den Knorpelfischen nicht allein die hintern resp. obern Wurzeln der Spinalnerven als zellige Auswüchse des Rückenmarkes an dessen ventraler o. vorderer Fläche ihren Ursprung nehmen und diese Angabe von BALFOUR auch für Repräsentanten anderer Wirbelthierabtheilungen von mehreren Seiten Bestätigung erhalten hat, liess es sich a priori erwarten, dass ähnliche Befunde höchstwahrscheinlich auch für die Knochenfische gelten dürften, wie dies denn auch wirklich der Fall ist.

Schon bei ziemlich jungen Forellen-Embryonen und zwar bei solchen mit 10—12 Urwirbeln, bemerkt man in einem Entwickelungsstadium, in welchem der Darm noch nicht einmal angefangen hat sich abzufalten und das Rückenmark noch vollständig solide ist, dass die unmittelbar unter der Grundschicht der Oberhaut gelegenen Zellen des Rückenmarks durch eine äusserst feine Linie, die nur bei Anwendung sehr starker Vergrösserung deutlich zu sehen ist von den darunter gelegenen Zellen desselben sich etwas abgegliedert haben und nach beiden Seiten in eine continuirliche, lateralwärts etwas angeschwollene Leiste oder Kamm sich verlängern. Von diesem Kamm, dem „neural crest" von MARSHALL und BALFOUR bei den Knorpelfischen, wachsen nun (Taf. II, Fig. 5; Taf. IV, Fig. 9) an allen denjenigen Stellen, wo ein Nervenpaar sich anlegen wird, jederseits Fortsätze heraus, die unmittelbar der Seitenwand des Rückenmarks anliegend, sich nach unten verlängern. Diese Auswüchse stellen uns die Anlagen der dorsalen Rückenmarksnerven vor. Während sie immer mehr ventralwärts sich verlängern, löst sich gleichzeitig ihre Verbindung mit der dor-

* F. M. BALFOUR, On the development of the spinal nerves in Elasmobranch; in: *Philos. Transactions.* Vol. CLXVI. 1876. Und auch: Developm. Elasmob. Fishes.

salen Fläche der Rückenmarks, denn in einem spätern Entwickelungsstadium bemerkt man, dass sie nicht mehr von dem Gipfel des Rückenmarks ausgehen, sondern dass sie nur bis zum oberen Ende der Seitenflächen desselben reichen. Ebenso wie bei den Knorpelfischen sind also auch hier die dorsalen Wurzeln der Rückenmarksnerven nachher nicht mehr mit ihrem proximalen Ende, sondern durch ihre mediale Seite mit dem Rückenmark verbunden. Auf der Höhe des oberen Randes der Chorda schwillt die dorsale Wurzel zu einer Verdickung, dem Ganglion spinale an (Taf. III, Fig. 5). Die weitere Entwickelung dieser Wurzeln habe ich bisjetzt nicht verfolgt. Bedeutend später als die oberen Wurzeln werden die unteren angelegt; sie entstehen als kleine, aber deutlich conische Auswüchse der ventralen Fläche oder der ventralen Hörner des Rückenmarks und erst in dem Stadium, in welchem die oberen Wurzeln zu dem erwähnten Ganglion spinale anschwellen, war ich im Stande, die untern od. ventralen Wurzeln deutlich zu erkennen (vergl. Taf. IV, Fig. 9).

---

Noch schwieriger als die Untersuchung der ersten Anlage der dorsalen Wurzeln der Rückenmarksnerven ist die derjenigen der Hirnnerven. Für den Augenblick kann ich nur soviel angeben, dass die dorsalen Wurzeln des N. accessorio-vagus, glossopharyngeus, acustico-facialis, trigeminus und olfactorius, aus der oberen Fläche des Gehirns heraustreten; wie die ventralen Wurzeln sich verhalten, weiss ich bis jetzt gar nicht, und habe darüber auch noch keine weiteren Untersuchungen angestellt.

Von allen Gehirnnerven legt sich der Acustico-facialis am frühesten an. In einem Stadium der Entwickelung, in welchem sich der vordere Theil des Centralnervensystems noch nicht einmal von der Grundschicht der Oberhaut abgeschnürt hat, zeigt sich die Anlage dieses in Rede stehenden Nerven schon als ein ganz colossaler Auswuchs der oberen Fläche des Gehirns (vergl. Taf. III, Fig. 3). Verfolgt man an Querschnittserien diesen Auswuchs nach vorn und hinten, so bemerkt man, dass er nach beiden Seiten wieder allmählich in das Gehirn übergeht. Es ist als ob mit der Umbildung des Ektodermkeiles in das Gehirn sich auch gleichzeitig die Anlage des Nervus acustico-facialis differentirte, als ob, so zu sagen, der Acustico-facialis sich unmittelbar aus den oberen Seitentheilen des Ektodermkeiles abgliederte und nicht so sehr aus der dorsalen Fläche des Gehirns herauswüchse, denn er ist, wie gesagt, vorhanden, bevor das Gehirn sich von der Oberhaut abgeschnürt hat. Und dass dieser Auswuchs wirklich die Anlage des Acustico-facialis vorstellt, geht, wie ich glaube, wohl aus dem Umstande hervor, dass man unmittelbar (lateralwärts) neben ihm

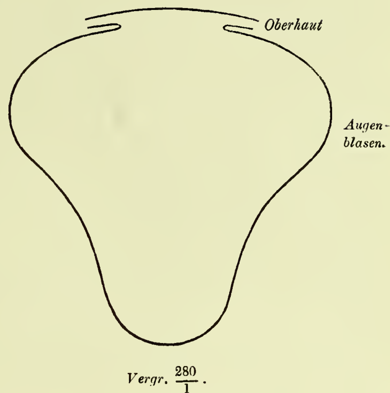
die Zellen der Grundschicht etwas verdickt antrifft, eine Verdickung die uns die erste Anlage des Gehörbläschens vorstellt. In einem etwas spätern Entwickelungsstadium, wenn das Gehirn seine definitive Gestalt angenommen hat, ist auch die Anlage des Acustico-facialis vorn und hinten deutlicher und schärfer begrenzt, nimmt dabei gleichzeitig eine etwas andere Gestalt an, indem ihr Breite-Durchmesser merkbar kürzer geworden ist. Die Anlage des Gehörbläschens rückt Hand in Hand damit jederseits etwas mehr der Medianebene zu. Dann folgt eine Spaltung dieser gemeinschaftlichen Acustico-facialis-Anlage in zwei Theile, die aber an ihrer Wurzel mit einander und mit der dorsalen Fläche des Gehirns in continuirlicher Verbindung bleiben. Der eine nach vorn wachsende Theil bildet von jetzt an den Nervus facialis, der andere Theil wächst nach hinten, umfasst den hinteren Theil des Gehörbläschens polsterartig (Taf. IV, Fig. 1), und bildet den Acusticus.

Gleichzeitig ist das Gehörbläschen selbst deutlicher zur Entwickelung gekommen. Dasselbe entsteht durch eine Einstülpung der vorher etwas verdickten Grundschicht, über welche hin die Deckschicht continuirlich sich fortsetzt und schnürt sich erst später vollständig ab. Wir sehen demnach, dass der Acustico-facialis sich anlegt, bevor das Gehörbläschen deutlich zur Entwickelung gekommen ist, und dasselbe findet auch mit der Anlage des Geruchsorgans statt. Schon ziemlich frühzeitig ist der Nervus olfactorius vorhanden, noch lange bevor das Geruchsorgan angelegt wird. Derselbe ist ebenfalls im Anfang ein sehr mächtiger Auswuchs der dorsalen Gehirnfläche. Ob er aber wirklich aus dieser herauswächst, oder auch hier gleichzeitig mit der Umgestaltung des Ektodermkeiles zum Gehirn aus dessen oberen lateralen Theilen sich differenzirt, kann ich noch nicht mit Gewissheit sagen. Nur soviel ist sicher, dass erst dann, wenn der Olfactorius schon eine ziemliche Strecke weit nach unten gewachsen ist, das Geruchsorgan selbst angelegt wird. Dasselbe besteht anfangs in einer soliden Proliferation der Zellen der Grundschicht der Oberhaut, über welcher hin die Deckschicht sich ebenfalls continuirlich fortsetzt (Vergl. Taf. IV, Fig. 2), und erst in einem viel spätern Stadium der Entwickelung stülpt diese Verdickung sich etwas nach innen ein, um so das Nasengrübchen zu bilden.

Die Augenblasen sind ebenso wie das Gehirn anfangs vollkommen solide. Bei ihrer Anlage liegen sie am oberen Ende der Seitenfläche des Gehirns (vergl. Holzschnitt Fig. 4), später wenn sie anfangen hohl zu werden, (Taf. IV, Fig. 8) rücken sie allmählich mehr ventralwärts, aber auch dann, wenn sich schon deutlich in denselben eine Höhle nachweisen lässt, liegen sie noch viel mehr der dorsalen als der ventralen Gehirnfläche genähert. Haben

sich die Augenstiele deutlich gesondert, dann bemerkt man, dass dieselben auch anfangs von dem unteren Drittel der Seitenfläche des Gehirns abgehen und erst dann, wenn die von der Grundschicht der Oberhaut ausgehende Linseneinstülpung beginnt, sind die Augenstiele vollständig nach der ventralen Fläche des Gehirns gerückt.

Fig. 4.




Vergr. $\frac{280}{1}$.

Auch die übrigen Hirnnerven, nämlich der Accessorio-vagus und Trigeminus zeichnen sich bei ihrer Anlage durch ihre sehr bedeutende Grösse aus und es ist gerade der ganz colossale Umfang der hinteren Wurzeln fast aller Hirnnerven, welcher es sehr unwahrscheinlich macht, dass dieselben als unmittelbare Auswüchse aus dem dorsalen Theil des Gehirns ihren Ursprung nehmen sollen; wäre dies wirklich der Fall, dann müsste man dieselben doch erst als kleinere, später als grössere Auswüchse zur Ansicht bekommen. Bis jetzt habe ich dies nicht gesehen, wohl aber das Gegentheil, und das eben macht es am wahrscheinlichsten, dass die oberen Wurzeln der Hirnnerven mit der Umgestaltung des Ektodermkeils in das Gehirn, gleichzeitig aus den oberen Seitentheilen des Ektodermkeils sich unmittelbar herausbilden.

Indem ich demnächst ausführlicher die Entwickelungsgeschichte der Sinnesorgane behandeln werde, kommt es mir am geeignetsten vor, die Literaturangabe bis dahin zu verschieben. Hier will ich allein die Mittheiling von GÖTTE * über die Sinnesplatte der Teleostier besprechen. GÖTTE weicht nämlich in seinen Angaben über die Entwickelung der Sinnesorgane bedeutend von den herrschenden Ansichten ab.

Die Hauptergebnisse seiner Untersuchungen über die Sinnesplatte des Forellenembryo fasst er folgenderweise zusammen:

1) Eine schildförmige Verdickung des Ektoderms, die Axenplatte, ist die ge-

---

* A. GÖTTE, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. IV. Ueber die Sinnesplatte der Teleostier; in: *Archiv für mikrosk. Anatomie* Bd. XV, p. 157, 1879.

meinsame Anlage des Centralnervensystems und der Empfindungsapparate der drei höheren Sinnesorgane.

2) In Folge ihrer Zusammenziehung von beiden Seiten gegen die Medianebene sondert sie sich in ihrer ganzen Länge alsbald in drei Theile, einen unpaaren medianen Kiel und demselben angeschlossene flache Seitentheile. Sie sind im Kopfe stärker entwickelt als im Rumpfe.

3) Im Rumpfe ziehen sich die Seitentheile successiv in den Kiel zusammen bis sie ganz in ihn aufgenommen sind, worauf dieser allein die Anlage des Rückenmarks darstellt. Dieser Vorgang erfolgt im grössten Theil des Rumpfes unmerklich und ohne jede bestimmte Abgrenzung der Seitentheile gegen den Kiel; hinter dem Kopf aber verwandeln sich dieselben jederseits in ein durch zwei Furchen begrenztes Polster, welches darauf ganz in den Kiel hineingezogen wird.

4) Diese Bildung wohlumschriebener Seitenpolster der Axenplatte setzt sich continuirlich in den Kopf fort, wo dieselben als Sinnesplatten zum grössten Theil in die von der kielförmigen Anlage des Hirns gesondert bleibende Anlage der höheren Sinnesorgane übergehen und nur zwischen Ohr und Auge ähnlich wie die homologen Theile des Rumpfes in das Rückenmark, so in das Hirn einbezogen werden.

5) Im hinteren Abschnitte des Kopfes schnürt sich die Sinnesplatte jederseits vom Hirn und von der Oberhaut völlig ab und bildet so das Gehörbläschen, davor wird sie auf einer gewissen Strecke unter abnehmender Sonderung wieder spurlos in das Hirn aufgenommen; in der vorderen Kopfhälfte reicht sie bei zunehmender Mächtigkeit am Hirn tiefer hinab, und indem sie sich von der Oberhaut völlig löst, schnürt sie sich vom Hirn nur bis zu ihrem vorderen Ende ab, welches den Zusammenhang mit dem erstern dauernd erhält, — daraus wird die horizontal liegende Augenblase mit ihrem vorderen Stiel (Sehnerv). Vor dem Auge trennt sich die Sinnesplatte wieder vollständig vom vorderen Hirnende ab, um neben demselben in voller Continuität mit der Oberhaut zu bleiben und so die Anlagen der Nasengruben zu bilden.

6) Die Empfindungsapparate der drei höheren Sinnesorgane haben also als Erzeugnisse einer gemeinsamen Grundlage, der Sinnesplatte, einen gleichwerthigen Ursprung.

Wenn ich mich auch mit diesen Angaben von Götte nicht vereinigen kann, so haben dieselben doch jedenfalls den Werth, dass sie uns zuerst mit der ganz colossalen Anlage des N. acustico-facialis und olfactorius bekannt gemacht haben. Die Abbildungen welche er gegeben hat, sind vollständig naturgetreu, seine Interpretation aber ist nicht die richtige. Von den durch ihn beschriebenen

drei Paaren von Sinnesplatten stellt das hintere Paar nicht die Anlage des Gehörbläschens, des künftigen Gehörorgans dar, sondern nur die Anlage des zu diesem Sinnesorgane gehörenden Nerven. Was GÖTTE z. B. auf Taf. VIII, Fig. 27 als Ohranlage (*sp'*) erklärt, ist nicht die Anlage des Gehörbläschens, sondern die des N. acustico-facialis; was er als „Aussensaum der Axenplatte" bezeichnet (*s*), ist dagegen die wirkliche Anlage des Gehörbläschens. Er hat also die Anlage des Sinnesnerven mit der des Sinnesorganes verwechselt. Und ähnliches gilt auch von dem dritten Paar der Sinnesplatten: was GÖTTE als Nasenanlage bezeichnet (*sp'''*), ist nicht die der Nase selbst, sondern des zu diesem Sinnesorgan gehörenden Nerven, nähmlich des N. olfactorius.

Die Knochenfische verhalten sich, was die Anlage ihrer Sinnesorgane betrifft, den übrigen Wirbelthieren vollkommen ähnlich; auch bei ihnen entstehen die Anlagen des Gehör- und des Geruchs-Organs aus der Oberhaut und wie wir hier gesehen haben, aus der Grundschicht der Oberhaut.

---

Dass wir BALFOUR die Mittheilung verdanken, die oberen (hinteren) und unteren (vorderen) Wurzeln der Spinalnerven wachsen unmittelbar aus der oberen resp. unteren Fläche des Rückenmarkes hervor, habe ich schon früher erwähnt. Vollständig unabhängig von BALFOUR war HENSEN * in seinen ausgezeichneten Untersuchungen über die Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens zu ähnlichen Resultaten gekommen, nur hat er dieselben nicht so scharf formulirt, was schon aus diesem einzigen Grund leicht begreiflich ist, dass das Material, an welchem HENSEN seine Untersuchungen angestellt hat, für diese höchst schwierige Frage viel ungünstigere Objecte bietet als die Knorpelfische.

Auf die Mittheilung von BALFOUR folgte schon sehr bald eine Bestätigung seiner Angaben bei Vogelembryonen von MARSHALL †. Auch hier entstehen von den Spinalnerven zuerst die hintern Wurzeln aus dem dorsalen Theil des Medullarrohrs, sie sind, wie er mittheilt, untereinander an ihrer Basis durch eine continuirliche Zellenleiste (Neural crest) verbunden; in einiger Entfernung von ihrem Ursprung verdicken sie sich zu einem Ganglion spinale. Die vorderen Wurzeln erscheinen später als schmale Auswüchse aus der Vorderseite des Me-

* VON HENSEN, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens in: *Zeitschrift für Anat. und Entwicklg.* Bd. I, 1876, p. 213 und p. 353.

† A. MILNES MARSHALL, On the early stages of development of the nervs in Birds in: *Journ. of Anat. and Phys.* T. XI, p. 491, 1877.

*

dullarrohrs. Und von den Hirnnerven theilt MARSHALL mit, dass sie aus der Decke des Nachhirns in ähnlicher Weise wie die hinteren Wurzeln der Spinalnerven hervorwachsen. Weder BALFOUR noch MARSHALL war es damals gelungen die Entwickelung der vorderen Wurzeln an den Hirnnerven zu verfolgen.

Auch KÖLLIKER * giebt an, dass beim Hühnerembryo die sensiblen Wurzeln der Spinalnerven aus der dorsalen Fläche des Rückenmarks herauswachsen, weniger bestimmt äussert er sich für die in Rede stehenden Wurzeln beim Säugethier (Kaninchen). Einmal angelegt wachsen nach KÖLLIKER beim Hühnchen die sensiblen Wurzeln zwischen den Urwirbeln und dem Mark nach der Bauchseite und differenziren sich in einen neben dem Mark gelegenen dickeren Theil, das Spinalganglion, und einen mit dem Marke verbundenen dünneren Abschnitt, die sensible Wurzel, welche allmählich mehr an die Seite der dorsalen Rückenfläche des Marks gelangt. Ueber die Anlage der motorischen Wurzeln spricht KÖLLIKER sich nicht aus.

MARSHALL hat später seine Untersuchungen über dasselbe Thema in zwei Abhandlungen noch ausführlicher ausgearbeitet. In der ersten hat er nachgewiesen †, dass beim Hühnchen die Nn. olfactorius, oculomotorius, trigeminus, acustico-facialis, glosso-pharyngeus und vagus, wie die hinteren Wurzeln der Spinalnerven aus der oberen Fläche des Centralnervensystems, — für die in Rede stehenden Nerven natürlich des Gehirns — herauswachsen: er sagt. „The cranial nerves and the posterior roots of the spinal nerves arise as outgrouths of the continuous longitudinal neural ridge."

In der zweiten Abhandlung § hat er dann nochmals die Entwickelung der Nn. oculomotorius, trigeminus und facialis, so wie die Verhältnisse der Kopfnerven zu den Kopfhöhlen (Head cavities) studirt und dabei immer schärfer die schon früher erhaltenen Resultate praecisirt.

Der letzte Autor, den ich zu erwähnen habe, ist VAN WIJHE **, der nicht allein aufs Neue die Angaben von BALFOUR und MARSHALL bestätigt hat, dass die Nn. oculomotorius, trigeminus, acustico-facialis, glosso-pharyngeus und accessorio-vagus unmittelbar aus der oberen Fläche des Gehirns herauswachsen, sondern dem wir auch die höchst wichtige Mittheilung verdanken, dass die Nn.

---

* A. KÖLLIKER, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1879.

† A. MILNES MARSHALL, The Development of the Cranial Nervous in the Chick; in: *Quarterly Journ. of Microsc. Science.* T. XVIII, p. 10. 1878.

§ A. MILNES MARSHALL, The Morphology of the Vertebrate Olfactory Organ; in: *Quarterly Journal of Microsc. Science.* T. XIX. 1879.

** VAN WIJHE, l. c.

abducens und trochlearis sich ebenso wie die ventralen Wurzeln der Spinalnerven verhalten und aus der ventralen Fläche des Gehirns herauswachsen.

Anders dagegen beschreibt HIS * die Anlage des peripherischen Nervensystems. Als Untersuchungsmaterial dienten ihm sowohl Embryonen des Hühnchens als des Frosches, Salmen und der Katze. Die von MARSHALL und BALFOUR als „Neural ridge" bezeichnete Zellenlage nennt HIS „Zwischenstrang." Beim Hühnchen lässt er diesen Zwischenstrang weder aus dem Medullarrohr, noch aus dem Hornblatt seinen Ursprung nehmen, sondern aus einem zwischen diesen gelegenen Substanzstreifen, welcher sich schon vor Eintritt des Verschlusses des Nervenrohres in mehr oder minder deutlicher Weise abgrenzt. Nach HIS sondert sich demnach von Anfang an das Ektoderm in drei besondere Anlagen, in die Medullarplatte, in die beiden Zwischenstrangplatten und in das Hornblatt. Auch bei den Plagiostomen und dem Salmen, so wie beim Frosch soll der Zwischenstrang oder die Zwischenplatte nicht aus der Medullarplatte, sondern aus dem an diese angrenzenden und ihre Verbindung mit dem Hornblatte vermittelenden Ektodermstreifen hervorgehen.

---

GEGENBAUR † ist in seinen classischen Untersuchungen über das Kopfskelet der Selachier zum Resultat gekommen, dass durch die Beziehungen des durch die Nerven segmentirten hinteren Abschnittes des Craniums zur Wirbelsäule, für den vorderen, die Ethmoidal- und einen Theil der Orbital-Region umfassenden Abschnitts, ein Gegensatz zum hinteren entsteht, von dem er durch den Mangel der Chorda dorsalis sich ebenso sehr unterscheidet, wie durch die hier austretenden Nerven, Opticus und Olfactorius, welche keinerlei Vergleichungen mit Spinalnerven zulassen. Für diesen vorderen, innen mit der Sattelgrube beginnenden Abschnitt ist also die Genese aus einer Concrescenz von Wirbeln nicht nur nicht nachweisbar, sondern es ist auch eine solche Entstehung dieses Abschnittes nicht einmal entfernt zu vermuthen. Demnach unterscheidet GEGENBAUR also am Cranium den hinteren als vertebralen und den vorderen als praevertebralen oder facialen Theil. Wenn man nun aber bedenkt, dass auch der Nervus ol-

---

* W. HIS, Ueber die Anfänge des peripherischen Nervensystemes; in: *Archiv für Anat. und Entwickl. Anat. Abth.* 1879, p. 456.

† C. GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere III. Heft. Das Kopfscelet der Selachier u. s. w. 1872.

factorius, wie sich entwickelungsgeschichtlich nachweisen lässt, ebenso gut wie die hinteren Wurzeln der anderen Hirn- und Rückenmarksnerven aus der dorsalen Fläche der Gehirns herauswachsen, und auch bei den Knochenfischen sich nachweisen lässt, dass die Augenblasen (inclusive die Augennerven) bei ihrem Entstehen hoch an der Seitenfläche des Gehirns ihren Ursprung nehmen (was bei den Knochenfischen darum so schön sich nachweisen lässt, weil hier eine Kopfbeuge nicht besteht), um erst allmählich, wie die anderen oberen Wurzeln der Hirnnerven, ihre ursprüngliche Verbindung mit dem oberen lateralen Theil des Gehirns aufzugeben, und schliesslich von der Basis des Gehirns abzutreten, dann liegt, wie ich glaube, der Gedanke nahe anzunehmen, dass auch ursprünglich der praevertebrale oder faciale Theil des Craniums aus einer Concrescenz von Wirbeln entstanden ist, wenn es auch nicht möglich ist, ihre Anzahl auch nur annähernd zu bestimmen, denn wir wissen, dass die ventralen Wurzeln dieser Nerven nicht bekannt sind und es ist auch nicht wahrscheinlich, dass sich dieselben je nachweisen lassen.

Mit der eigenthümlichen Umbildung, welche die beiden ersten Gehirnnerven erfahren haben, bildeten sich wahrscheinlich auch ihre ventralen Wurzeln zurück, ihre hohe Verwandtschaft mit den übrigen peripherischen Nerven bleibt aber fortbestehen in der Art und Weise wie sie eben als die hinteren Wurzeln der übrigen Gehirnnerven aus der oberen Fläche des Gehirns ihren Ursprung nehmen.

---

Dass der Nervus olfactorius so wie die hintern Wurzeln der übrigen Hirnnerven aus der hintern resp. obern Fläche des Gehirns herauswächst, wurde schon von Milnes Marshall * nicht allein für die Knochenfische (Salmen, Forelle), sondern auch für die Haie, Amphibien (Axolotl, Frosch), Reptilien (Eidechse, Schildkröte) und ebenfalls beim Hühnchen nachgewiesen. Bei allen eben erwähnten Repraesentanten zeigt nach ihm der in Rede stehende Nerv folgende Verhältnisse: 1) the olfactory nerves appear very early; 2) they are at first connected with the forebrain and not with the cerebral hemispheres; 3) they are solid, and agree completely in histological charakters with the other cranial nerves; 4) an olfactory lobe, wenn present at all, does not appear till an exceedingly late period of development."

---

* A. Milnes Marshall, The Morphology of the Vertebrate Olfactory Organ; in: *Quarterly Journal of Microsc. Science.* T. XIX, 1879, p. 300.

Marshall weist dann auch auf die grosse Verwandtschaft hin, welche der Nervus olfactorius zeigt „in histological charakters and in general anatomical relations with the other cranial nerves.”

---

Der nächste Abschnitt wird zu nächst die Entwickelungsgeschichte der Sinnesorgane behandeln.

*Leiden*, Mai 1882.

---

# ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

---

## TAFEL I.

Fig. 1. Querschnitt durch den vorderen Theil eines Embryo der Bachforelle, um die erste Anlage des Kopfdarms zu zeigen. Der Schnitt ist etwas hinter der Ohrblase genommen. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 2. Querschnitt desselben Embryo, unmittelbar hinter der Ohrblase genommen. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 3. Querschnitt durch die Gegend der Ohrblase, um die erste Anlage der Spritzlochfalte zu zeigen. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 4. Querschnitt durch den Kopfdarm eines älteren Embryo. Der Kopfdarm ist fast abgeschnürt. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 5. Querschnitt durch das nach aussen durchbrochene Spritzloch eines viel älteren Embryo. Vergr. $\frac{220}{1}$. Der Schnitt geht unmittelbar vor der Ohrblase.

Fig. 6. Längsschnitt durch das nach aussen durchbrochene Spritzloch eines Embryo aus demselben Entwickelungsstadium als Fig. 5. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 7. Querschnitt durch den Kopfdarm, um die noch nicht nach aussen durchbrochene Kiemenausstülpung zu zeigen. Vergr. $\frac{280}{1}$. Der Schnitt geht durch die Ohrblase.

Fig. 8. Querschnitt durch den Kopfdarm, um die noch nicht nach aussen durchbrochene Spitzlochausstülpung zu zeigen. Vergr. $\frac{280}{1}$. Der Schnitt geht unmittelbar vor der Ohrblase.

*Gültige Bezeichnung für alle Figuren.*

*a. c.* Nervus acusticus.
*ch.* Chorda.
*c. k.* Centralkanal.
*d.* Deckschicht.
*ent.* Entoderm.
*emb. sp.* Embryonales Spritzloch.
*geh.* Gehirn.
*g.* Grundschicht.
*Kf.d.* Kopfdarm
*mes.* Mesoderm.
*o. b.* Ohrblase.
*som.* Somatopleure.
*spl.* Splanchnopleure.

## TAFEL II.

Fig. 1. Querschnitt durch den Kopfdarm eines Embryo der Bachforelle um den Durchbruch der Kiemenspalten zu zeigen. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 2. Querschnitt durch den vorderen Theil des Körperdarms. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 3. Querschnitt aus derselben Schnittserie, mehr nach hinten genommen und
Fig. 4 ebenfalls aus derselben Schnittserie, aber noch mehr nach hinten genommen um die Anlage der Leber zu zeigen. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 5. Querschnitt aus dem mittleren Theil eines Embryo mit 12—14 Urwirbeln. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 6. Senkrechter Längsschnitt durch die Urwirbel eines Embryo mit 20—22 Urwirbeln. Vergr. $\frac{480}{1}$.

Fig. 7. Horizontalschnitt durch drei Urwirbel eines Embryo aus demselben Entwickelungsstadium. Vergr. $\frac{480}{1}$.

Fig. 8. Theil eines senkrechten Querschnittes durch die Anlage des Centralnervensystems eines sehr jungen Embryo. Vergleich S. 12. Vergr. $\frac{480}{1}$.

Fig. 9. Senkrechter Querschnitt durch die früheste Anlag des Herzens. Sehr stark vergrössert.

*Für alle Figuren gültige Bezeichung.*

| | |
|---|---|
| *ch.* | Chorda. |
| *c. k.* | Centralkanal. |
| *cn.* | Centralnervensystem. |
| *d.* | Deckschicht. |
| *drm.* | Darm. |
| *ent.* | Entoderm. |
| *ent. par.* | Entoderm des Parablast. |
| *g.* | Grundschicht. |
| *h. end.* | Endothel des Herzens. |
| *l.* | Leber. |
| *kpf.* (*kdp*) | Kopfdarm. |
| *ms.* | Medulla Spinalis. |
| *som.* | Somatopleure. |
| *spl.* | Splanchnopleure. |
| *u. h.* | Urwirbelhöle. |
| *uw.* | Urwirbel. |

## TAFEL III.

Fig. 1. Querschnitt durch den mittleren Theil eines Embryo aus einem Stadium, in welchem sich noch keine Urwirbel angelegt haben. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 2. Querschnitt durch den mittleren Theil eines Embryo mit 24 Urwirbeln. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 3. Querschnitt durch die Anlage des Nervus Acustico-facialis aus einem sehr frühen Entwickelungsstadium. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 4. Querschnitt durch eine sehr frühe Anlage des Herzens. Der Schnitt geht unmitmittelbar vor der Ohrblase. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 5. Querschnitt durch den mittleren Theil eines älteren Embryo, um die weitere Entwickelung der oberen Wurzeln der Spinalnerven zu zeigen. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 6. Querschnitt durch das eben angelegte Herz. Sehr stark vergr. Siehe S. 35.

*Für alle Figuren gültige Bezeichnung.*

*acust. fac.* Anlage des N. acustico-facialis.
*bl.* Blutkörperchen.
*ch.* Chorda.
*ck.* Centralkanal.
*d.* Deckschicht der Oberhaut.
*drw.* Dorsale Wurzeln der Spinalnerven.
*ent.* Entoderm.
*end. h.* Endothelium des Herzens.
*ent. par.* Entoderm des Parablast.
*g.* Grundschicht der Oberhaut.
*geh.* Gehirn.
*gs.* Ganglion Spinale.
*kpd.* Kopfdarm.
*ms.* Medulla Spinalis.
*m.w.h.* (*myoc.*) Muskelwand des Herzens (Myocardium).
*o. b.* Ohrbläschen.
*ph.* Pericardialhöhle.
*som.* Somatopleure.
*spl.* Splanchnopleure.
*uw.* Urwirbel.

## TAFEL IV.

Fig. 1. Querschnitt durch die Anlage des Gehörbläschens und des N. acusticus. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 2. Querschnitt durch die Anlage des Geruchsorgans und des Nervus olfactorius. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 3. Querschnitt durch die Anlage des Urnierengangs. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 4. Querschnitt durch die Anlage des hinteren Ende der Chorda eines Embryo, bei dem der Schwanz noch nicht abgefaltet ist. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 5. Querschnitt durch die Anlage des hinteren Ende der Chorda eines Embryo, bei dem der Schwanz schon abgefaltet ist. Vergr. $\frac{280}{1}$

Fig. 6. Querschnitt durch die Anlage des Herzens. Vergr. $\frac{350}{1}$.

Fig. 7. Axialer Längsschnitt durch das hintere Ende eines Embryo mit 24 Urwirbeln. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 8. Querschnitt durch die Anlage der Augenblasen bei einem Embryo mit 10 Urwirbeln. Vergr. $\frac{180}{1}$.

Fig. 9. Querschnitt durch die Anlage der ventralen Wurzeln der Spinalnerven. Vergr. $\frac{280}{1}$.

Fig. 10. Querschnitt durch die Anlage der dorsalen Wurzeln der Spinalnerven. Vergr. $\frac{480}{1}$.

*Für alle Figuren gültige Bezeichnung.*

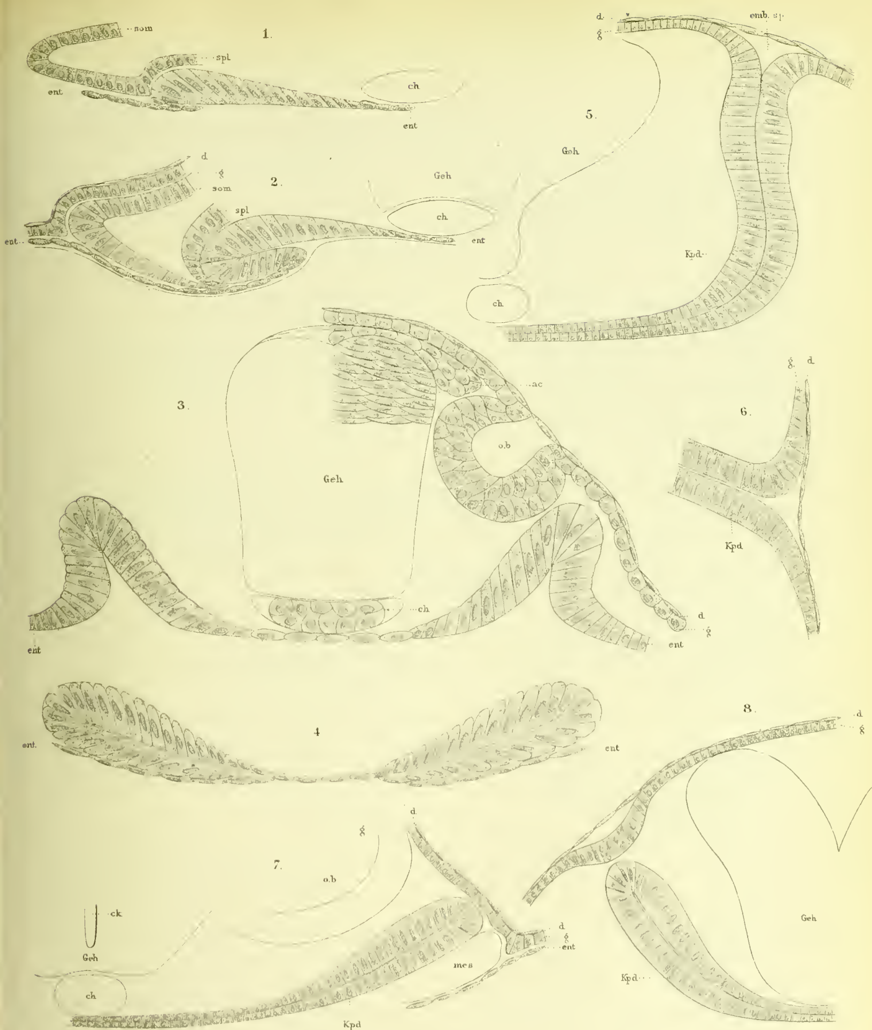
*ab.* Augenblasen.
*ac.* N. acusticus.
*ch.* Chorda.
*ck.* (*mk.*) Centralkanal.
*d.* Deckschicht.
*drm.* Darm.
*drw.* Dorsale Wurzel der Spinalnerven.
*ent.* Entoderm.
*ent'. par.* Entoderm des Nahrungsdotters (Parablast)
*ekt.* Ektoderm.
*geh.* Gehirn.
*g. o.* Geruchsorgan.
*g.* Grundschicht.
*hr.* Herz.
*hr. end.* Endothel des Herzens.
*kpf.* Kopfdarm.
*m. c. mk.* Siehe *ck.*
*ms.* Medulla Spinalis.
*mes.* Mesoderm.
*olf.* Nervus olfactorius.
*o. b.* Ohrbläschen.
*som.* Somatopleure.
*spl.* Splanchnopleure.
*tr.* Weit nach vorn sich erstreckende Anlage des N. trigeminus.
*ug.* Urnierengang.
*uw.* Urwirbel.
*vt. w.* Ventrale Wurzel der Spinalnerven.

---

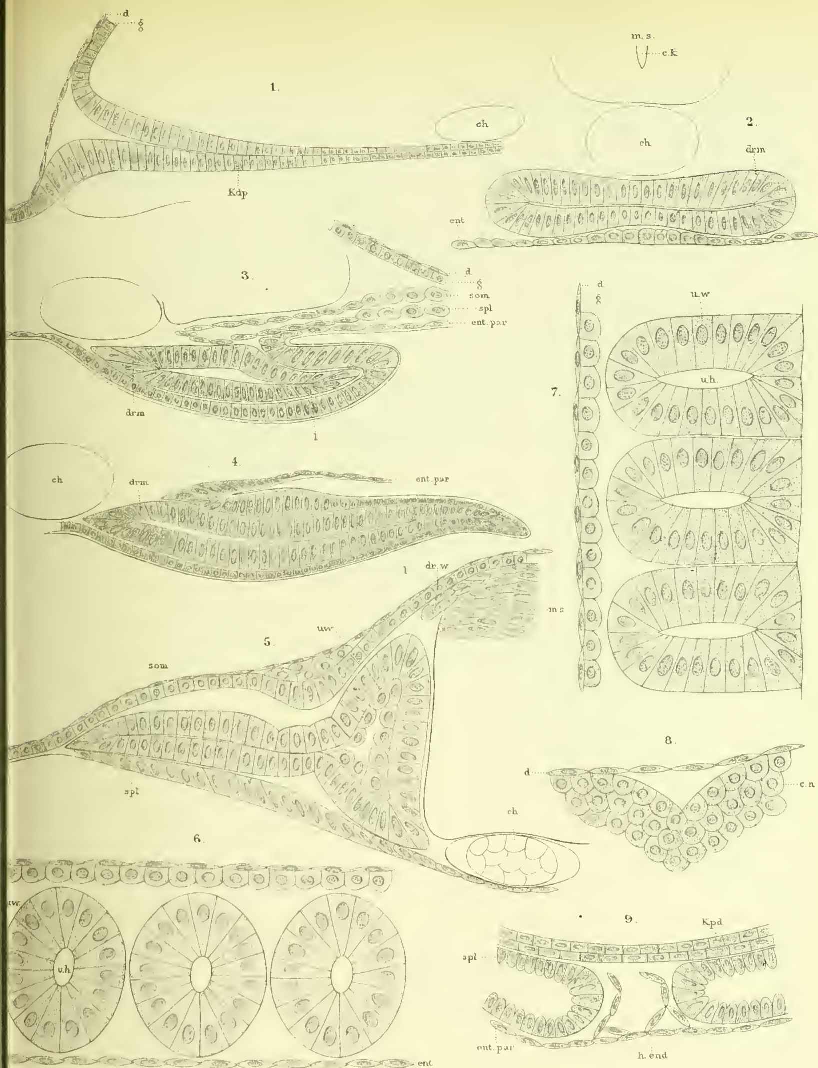
DRUCKFEHLER.

Seite. Zeile.
13. 3 u. 4 von unten: l. „hinteren Wurzeln der Rückenmarksnerven," st. „hinteren Rückenmarkswurzeln."
46. 2 von unten: l. „dorsalen Wurzeln der Rückenmarksnerven," st. „dorsalen Rückenmarksnerven."

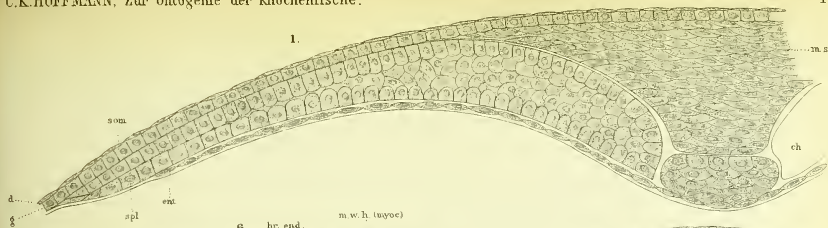
---

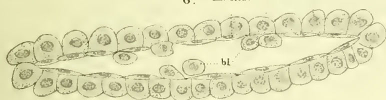


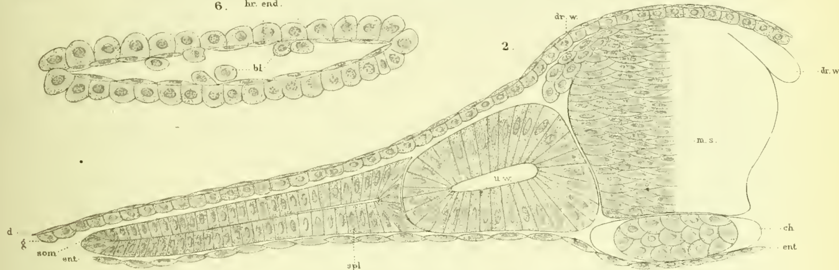

C. K. Hoffmann del. P. W. M. Trap impr. A. J. Wendel sculps.

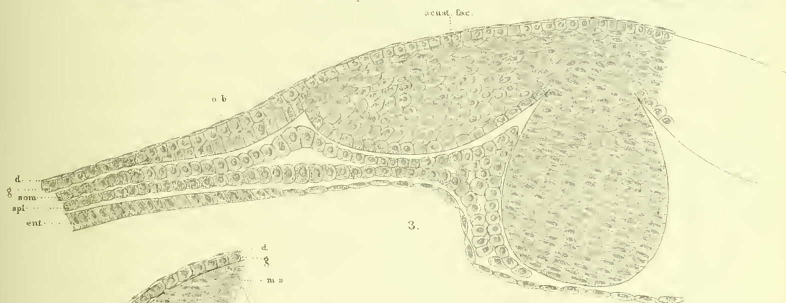


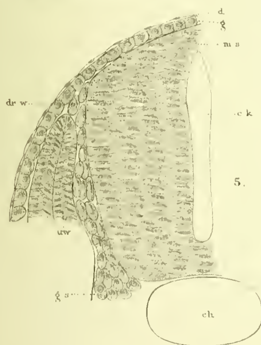

offmann del. P W M Trap impr A J. Wendel sculps.

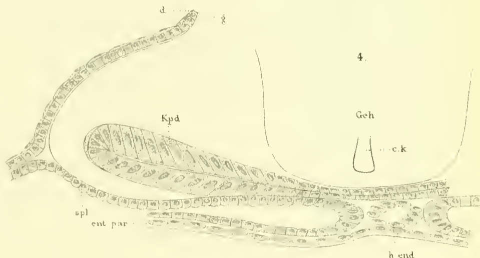


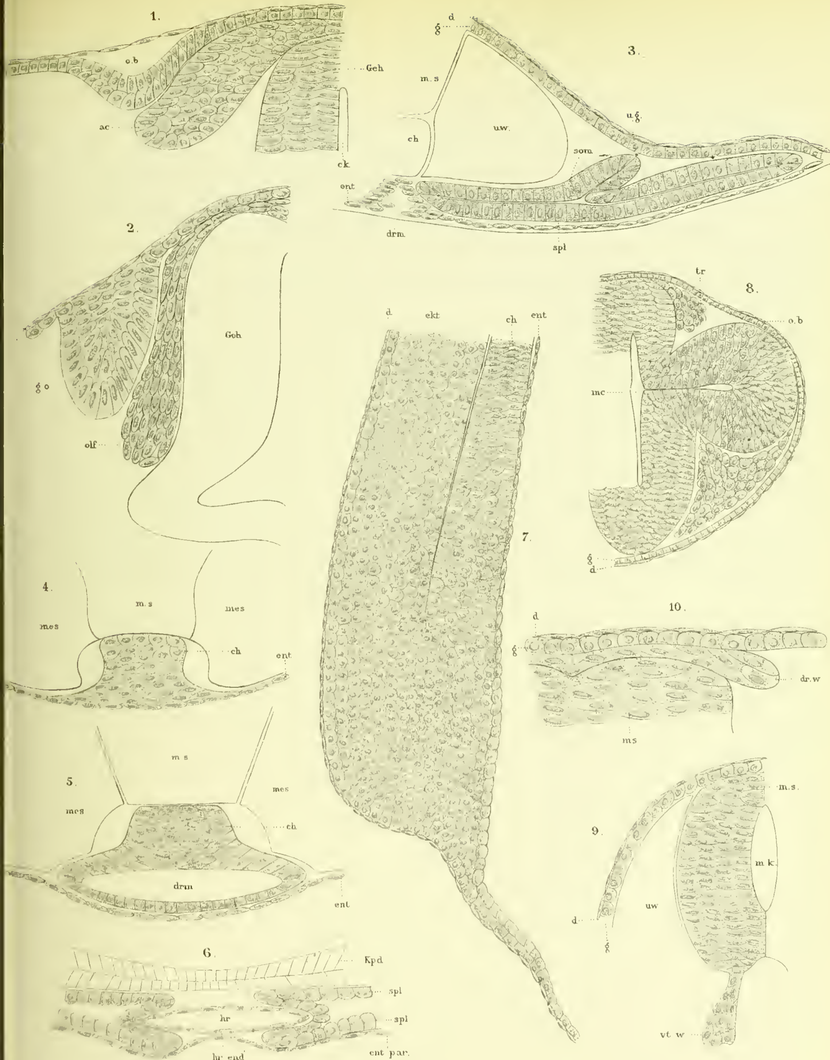




C. K. Hoffmann del. P. W. M. Trap impr. A. J. Wendel sculps.




offmann del P W M Trap impr A J Wendel sculps